

WAHLTEMPERATUR UND ENERGIEBILANZ BEI DER RUHENDEN WEISSEN MAUS

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Johann Wolfgang Goethe-Universität
zu Frankfurt am Main

vorgelegt von

Katrin Portele-Larché

aus Berlin

1965

Druck:
ERNST-REUTER-GESELLSCHAFT
der Förderer und Freunde der Freien Universität Berlin e. V.
DISSERTATIONS-DRUCKSTELLE
1 Berlin 33, Garystr. 45

WAHLTEMPERATUR UND ENERGIEBILANZ BEI DER RUHENDEN WEISSEN MAUS

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Johann Wolfgang Goethe-Universität
zu Frankfurt am Main

vorgelegt von

Katrin Portele-Larché

aus Berlin

1965



Gedruckt mit Genehmigung der Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Universität Frankfurt am Main.

Dekan: Prof. Dr. H. Staude

1. Berichterstatter: Privatdozent Dr.R.Lotz

2. Berichterstatter: Prof.Dr.M.Lindauer

Tag der mündlichen Prüfung: 30.November 1965

Inhalt

	Seite
1. <u>Einleitung</u>	1
2. <u>Methodik</u>	6
3. <u>Meßergebnisse</u>	15
3.1 Bestimmung der Wahltemperatur	15
3.1.1 Wahltemperatur bei 12/12 Stunden Hell-Dunkel-Wechsel	15
3.1.2 Wahltemperatur bei Dauer-Hell und Dauer-Dunkel	18
3.2 Rhythmik der Wahltemperatur	20
3.3 Bestimmung der Hautoberflächentemperatur	24
3.4 Bestimmung des Ruhestoffwechsels	26
3.4.1 Tagesverlauf des Ruhestoffwechsels bei Wahltemperatur	26
3.4.2 Ruhestoffwechsel in Abhängigkeit von einer erzwungenen Umgebungstemperatur	31
4. <u>Energiebilanz</u>	33
4.1 Energieumsatz bei der ruhenden weißen Maus	33
4.1.1 Anteile des Energieumsatzes	34
4.1.2 Änderung durch Energieeinstrahlung	37
4.2 Regulationsmechanismen für den Energieumsatz	47
5. <u>Zusammenfassung</u>	52
6. <u>Literaturangaben</u>	55



Digitized by the Internet Archive
in 2026

1. Einleitung

In der Humanphysiologie ist der Begriff der Behaglichkeit subjektiv geprägt worden. Dieses Behaglichkeitsgefühl kann sowohl durch Faktoren der Umwelt als auch durch aktive und "passive" Maßnahmen des Organismus beeinflusst werden. Die Temperatur steht als "Behaglichkeitsfaktor" an erster Stelle. "Behaglich" fühlt sich der Organismus in dem Temperaturbereich, in dem die affektbetonten Empfindungen "Frieren" und "Schwüle" fehlen (HENSEL (1955)).

Bei den Wärmeaustauschvorgängen zwischen dem Organismus und seiner Umgebung spielt die Gegenstrahlung der Wände eine wichtige Rolle; deshalb ist für die Entstehung der Behaglichkeitsempfindung beim Menschen in erster Linie die Wirkung der Strahlung der umgebenden Wände, in geringerem Maße die Temperatur der umgebenden Luft, die Windgeschwindigkeit und die Luftfeuchtigkeit maßgebend (BÜTTNER (1938), THAUER (1939), PFLEIDERER und BÜTTNER (1940), NEUROTH (1948), WEZLER (1950), LOTZ und WEZLER (1951), LOTZ und AMELUNG (1959), LOTZ (1960a, b, 1962), STOLL (1963)).

Als man vor drei Jahrzehnten begann, sich mit dem Energieaustausch zwischen Kleinsäugetern und ihrer Umgebung zu befassen, stand zunächst der starke Wärmeaustausch durch den unmittelbaren Kontakt des Tierkörpers mit dem Boden im Vordergrund der Untersuchungen. Analog der Behaglichkeitstemperatur beim Menschen ist dabei der Begriff der "Vorzugstemperatur" (HERTER (1934)) eingeführt worden.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der nachfolgenden Untersuchungen ist die Versuchsanordnung nach HERTER be-

nutzt worden. Dabei wird allein die Bodenplatte so aufgeheizt, daß in ihr ein Temperaturgefälle ("Temperaturorgel") entsteht. Die Bodenplatte ist also gegen die kältere Umgebung nicht abgeschirmt, und die Wandtemperaturen des Versuchsgefäßes bleiben unbeachtet. Das Versuchstier sucht sich die Stelle aus, deren Temperatur ihm am "angenehmsten" erscheint. Eine Zusammenfassung der Arbeiten und Ergebnisse gibt HERTER (1952).

Bei der Versuchsanordnung nach HERTER muß sich zwangsläufig eine zu hohe Vorzugstemperatur ergeben. Das Tier kann durch die einseitige direkte Berührung mit der aufgeheizten Bodenplatte nicht so viel Energie aufnehmen, wie es der Fall wäre, wenn alle umgebenden Flächen mit der gleichen Temperatur wie die Bodenplatte strahlen würden. Um diese Strahlungseinbuße auszugleichen, sucht das Tier eine wärmere Stelle auf. Dadurch ist ein stärkeres Temperaturgefälle zwischen der Bodenplatte und dem Tier gegeben, so daß in der Zeiteinheit mehr Energie in Richtung des Tieres fließen kann. Dabei kann es natürlich nur so weit gehen, wie es die Bodenplatte noch gerade als "erträglich" empfindet.

MAURUS (1958/60) weist als erster darauf hin, daß entsprechend den ökologischen Gegebenheiten der Kleintiere die Messungen der aktiv gewählten Umgebungstemperatur in einem den Nestern und Gängen nachgebildeten Rohr vorgenommen werden sollten. Die so bestimmte Temperatur bezeichnet er als "Wahltemperatur". Bei seinen Untersuchungen fand er niedrigere Werte für einheimische Wildmäuse als HERTER (1952) sie für die "Vorzugstemperatur" angibt.

Diese allein von ökologischer Sicht aus geprägten

Gedankengänge zeigen, daß auch bei Kleinsäugetieren neben dem Wärmeaustausch mit dem Boden der Wärmeaustausch mit der Gegenstrahlung der Wände eine wichtige Rolle spielen muß.

In der vorliegenden Arbeit soll die Wahltemperatur der ruhenden weißen Maus unter Berücksichtigung der verschiedenen Wärmeaustauschvorgänge untersucht werden. Die Wahltemperatur, zusammen mit der gleichzeitigen Messung des Ruhestoffwechsels, soll die Grundlage zur Aufstellung einer Energiebilanz des Wärmehaushaltes bilden. Es soll ferner geprüft werden, wie weit diese Vorgänge einer Tagesrhythmik unterliegen. Durch definierte Energiezustrahlung wird schließlich untersucht, in welcher Weise sich die einzelnen Faktoren der Energiebilanz ändern.

Über den Ruheumsatz bei Mäusen sind zahlreiche Arbeiten publiziert worden (BENEDICT (1933), LOTZ (1950), USINGER (1957), PEARSON (1960a), HART (1963) u.a.). Das Ziel aller dieser Untersuchungen ist gewesen, den Ruhestoffwechsel im Bereich der thermisch indifferenten Zone ($28-34^{\circ}\text{C}$), nicht aber bei der vom Versuchstier selbst gewählten Umgebungstemperatur zu messen. Bei den zitierten

Arbeiten beträgt die Versuchsdauer nur höchstens einige Stunden. Die Ruheumsatzwerte differieren zwischen 1,5 bis 3,5 cal/cm².h. BENEDICT (1933) gibt in seiner zusammenfassenden Arbeit einen unter definierten Bedingungen gemessenen Ruhestoffwechsel von 640 Cal/m².24 h oder 2,7 cal/cm².h für die weiße Maus an.

Wird bei den Untersuchungen die Tagesrhythmik des Stoffwechsels berücksichtigt, dann bezieht sich diese meist auf den Arbeitsstoffwechsel (PEARSON (1947), MOYAT (1957), WIEGERT (1961)), während eine Aussage über den Ruheumsatz im Laufe von 24 Stunden bei weißen Mäusen fehlt. Bisher haben nur HEUSNER (1957) an der Ratte und McNAB (1963) an Peromyscus versucht, eine tageszeitliche Periodik des Ruhestoffwechsels zu ermitteln.

Eine Tagesrhythmik der Körpertemperatur bei Mäusen und Ratten beobachteten u.a. MORRISON (1946), BULLOUGH (1949/50a), HALBERG et al. (1954), JOHANSEN und KROG (1959). Die Frage, inwieweit bei der Wahltemperatur ähnliche tageszeitliche Unterschiede vorhanden sind, ist in obiger Aufgabenstellung enthalten.

Bei den vorliegenden Betrachtungen über den Zusammenhang von Wahltemperatur und Energiehaushalt ist es von Interesse, die Bilanz des Energiehaushaltes auch bei einer künstlichen Energiezufuhr durch Strahlung aufzustellen. Der Einfluß von Energiestrahlung im optischen Bereich, insbesondere der der Sonnenstrahlung auf den Organismus, vor allem auf die Haut, sind am Menschen untersucht und abgeschätzt worden (BÜTTNER (1938), PFLEIDERER und BÜTTNER (1940), HARDY (1954), STOLL (1963)). In der Tierphysiologie fehlen Angaben über die Wirkung von zusätz-

licher Energieeinstrahlung des sichtbaren und des benachbarten infraroten Spektralbereiches auf den Ruhestoffwechsel und die Wahltemperatur ganz. Zwar fand FILL (1941/42) beim Meerschweinchen eine Stoffwechselhemmung bei Licht gegenüber Dunkelheit; dieser Befund ist aber wohl weniger eine direkte Reaktion auf das Licht - er benutzte normale Glühlampen - sondern vielmehr durch die endogene Rhythmik bedingt.

2. Methodik

Die Versuche werden an weißen Mäusen durchgeführt. Es hat sich gezeigt, daß sich Weibchen am besten für die Untersuchungen eignen, da die Männchen im Versuchsröhr bedeutend unruhiger sind. Jeweils zwei Tiere werden im Alter von einem Monat in einen Drahtgitterkäfig gesetzt. Es werden, soweit möglich, Geschwister ausgesucht, um die individuellen Schwankungen etwas zu vermindern (ASCHOFF (1955/56)). Die Drahtgitterkäfige stehen dicht zusammen in einem Klimaraum bei $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$. Der Raum wird mit einer 40 W Leuchtstofflampe beleuchtet, entsprechend den Versuchsbedingungen. Mindestens 14 Tage vor einer Versuchsreihe werden die Mäuse an die neuen Beleuchtungsbedingungen gewöhnt.

In den Käfigen haben Wasser und Futter ad libidum zur Verfügung gestanden. Die mit "Altromin" gefütterten Tiere hatten ein glattes, seidiges Fell und sind gesund gewesen. Entsprechend den Vorschriften zur Grundumsatzbestimmung werden dem Versuchstier 10-12 Stunden vor Versuchsbeginn das Futter und Wasser entzogen. Vor und nach jedem Versuch werden die Tiere gewogen. Natürlich ist bei jeder Untersuchung nur eine Maus im Versuchsröhr gewesen.

In Abb.1 ist der Aufbau der ganzen Versuchsanlage im Schema, in Abb.2 eine Skizze des Versuchsröhres dargestellt.

Für die Untersuchungen wird ein Röhr (1) von 120 cm Länge aus durchsichtigem Quarzglas benutzt, dessen Durchmesser 6 cm beträgt (Abb.2). Ein Laufsteg (2) aus Messing ist so in das Röhr eingefügt, daß er zum Säubern leicht herausgenommen werden kann. Um in dem Versuchsröhr ein Temperaturgefälle zu erzeugen, wird das eine Rohrende

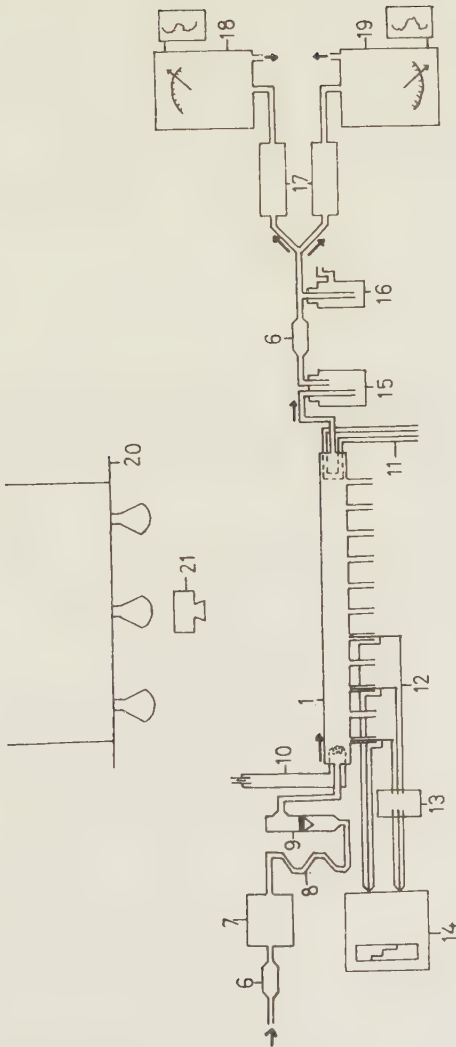


Abb. 1

Schema des Versuchsaufbaues

- | | | |
|----------------------|---------------------------------|---|
| (1) Versuchsrohr | (14) Thermospannungsmessung | (18) URAS-Gerät |
| (6) Wattefilter | (15) Trockengefäß (H_2SO_4) | (19) MAGNOS-Gerät |
| (7) Pumpe | (16) Ausgleichsgefäß | (20) Bestrahlungsanlage |
| (8) Thermostatanlage | (17) Trockengefäß ($CaCl_2$) | (21) Automatische Kamera mit Blitzlampe |

Die Pfeile geben die Luftströmung an.

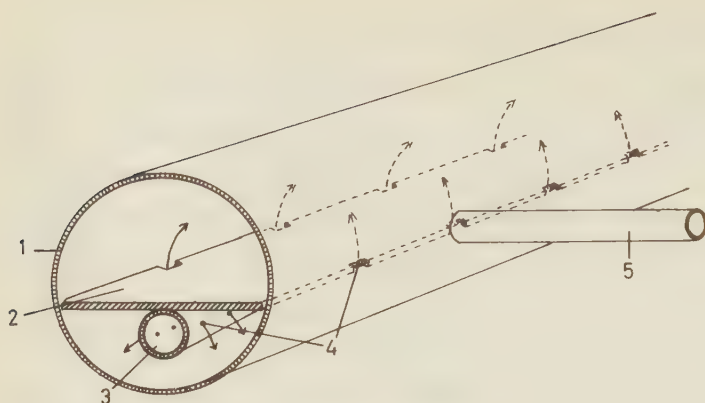


Abb. 2

Skizze des Versuchsrohres

(1) Versuchsrohr aus Quarzglas, (2) Laufsteg aus Messing, (3) Messingrohr, (4) Öffnungen im Messingrohr und Einschnitte im Laufsteg zur Verteilung der Luftströmung; die Pfeile geben die Richtung der Luftströmung an, (5) Zuführung für Thermoelemente.

gekühlt, das andere erwärmt. Dazu befindet sich an einem Ende der Laufstegunterseite eine Wasserkühlschlange (11), am anderen eine elektrische Heizwicklung (10) (Abb.1).

In dem Versuchsrohr sind in Abständen von 10 cm seitlich Röhrchen (5) angebracht, in die Thermoelemente eingebaut sind, mit denen die Temperaturen der Quarzglaswand, der Bodenplatte und der Luft an verschiedenen Stellen gemessen werden.

Die zur Temperaturmessung benutzten Thermoelemente (12) sind aus Kupfer- und Isotandraht hergestellt. Die Vergleichsmeßstelle (13) taucht in ein Eis-Wasser-Gemisch ein und ist nach DIN 1953 so ausgeführt, daß die Enden jedes Thermodrahtes in einem unten geschlossenen dünnen Röhrchen liegen. Um eine gleiche Einstecktiefe im

Eis-Wasser-Gemisch zu gewährleisten, sind die Röhrchen in eine schwimmende Kunststoffschicht eingebaut. Zur Herstellung des Gemisches werden reines Eis und destilliertes Wasser verwendet. Die Thermospannungen werden mit einem Multavi (14) gemessen und mit einem Nachlaufschreiber (beides LANGE) registriert. Die Temperaturwerte werden durch Eichmessungen öfters überprüft. Mit Hilfe einer Eichkurve kann von den Galvanometerausschlägen auf die Temperaturwerte geschlossen werden.

Da bei der Bestimmung der Wahltemperatur die verschiedenen Wärmeaustauschvorgänge berücksichtigt werden sollen, ist bei der Temperaturorgel darauf geachtet worden, daß die lokalen Wand- und Lufttemperaturen mit der lokalen Bodentemperatur gut übereinstimmen. Die in Abb. 3 dargestellten Meßergebnisse zeigen, daß der Temperaturverlauf in den Glaswandungen, der Bodenplatte und der Luft ausreichend angeglichen ist. Die Unterschiede zwischen der Temperatur der Wand und der Luft betragen in den von den Tieren aufgesuchten Bereichen ungefähr 1°C . Bei den laufenden Untersuchungen wird die Temperatur nicht in der Rohrmitte gemessen, da die Mäuse sonst die Thermoelemente beschädigen. Die Temperaturmessungen erfolgen an der Innenwand des Glasrohres. Aus den in Abb. 3 dargestellten Kurven kann auf die Temperatur in der Mitte des Rohres geschlossen werden. Änderungen der Laborraumtemperatur bewirken, daß die Kurven parallel nach oben oder unten verschoben werden, wobei aber der Verlauf des Temperaturgradienten unverändert bleibt.

Die für die Stoffwechselfmessungen notwendige Luft wird von einer Membranpumpe (7) außerhalb des Hauses

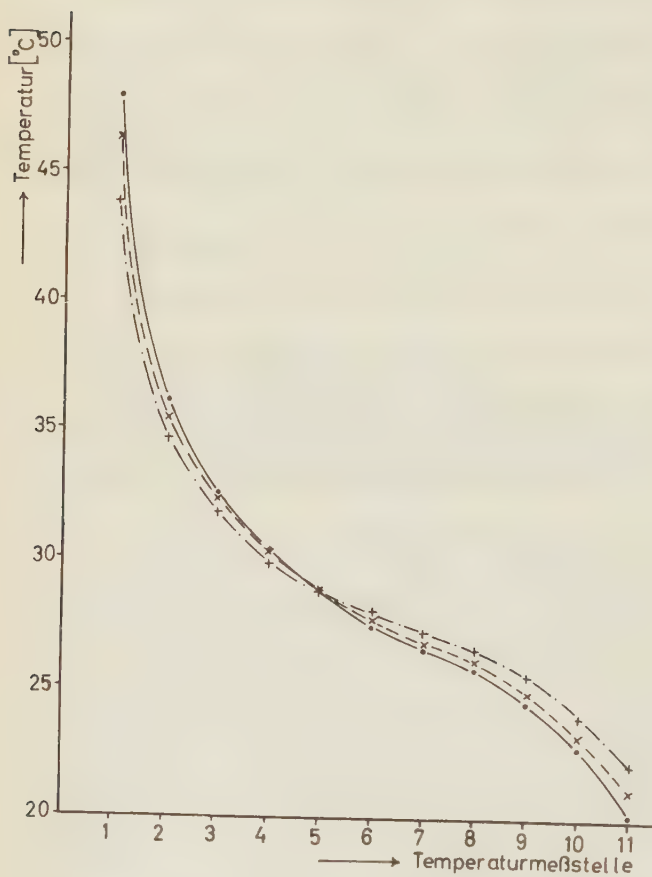


Abb. 3

Der axiale Temperaturverlauf im Versuchsrohr, gemessen an der Bodenplatte —, der Glaswandung x--x, in der Luft +--+-. Die Temperaturmeßstelle Nr.1 liegt am erwärmten Ende des Versuchsrohres, Meßstelle Nr.11 befindet sich am gekühlten Ende.

angesaugt. Da das Institut in einem Park liegt, kann eine Störung des Kohlendioxydgehaltes infolge von Abgasen ausgeschlossen werden. Die von GEORGII (1963) beobachteten tagesrhythmischen Schwankungen der Kohlendioxydwerte, die in Zusammenhang mit den Assimilations- und Atmungsvorgängen der pflanzlichen Vegetation gebracht werden, sind bei Windgeschwindigkeiten unter 1,0 m/sec in Bodennähe ausgeprägt. Da die Luftentnahmestelle 8 m über dem Boden liegt, sind bei Kontrollmessungen diese tagesrhythmischen Schwankungen nicht festgestellt worden.

Die Luft wird durch einen Wattefilter (6) von Staub- und Schmutzpartikeln gereinigt. Zur Konstanthaltung der Temperatur der Luft beim Einströmen in das Versuchsrohr wird diese durch Kupferschlangen (8) geleitet, die in einem Wasserbad von $35 \pm 2^{\circ}\text{C}$ liegen. Die Größe der durchströmenden Luftmenge in der Zeiteinheit wird vor dem Eintritt in das Versuchsrohr mit Hilfe eines Rotameters (9) gemessen. Die erwärmte Luft strömt zunächst in das Messingrohr (3), das unterhalb des Laufsteges liegt, ein und gelangt dann durch zahlreiche Öffnungen (4) in den Versuchsraum (Abb.2). Damit wird eine gerichtete Strömung vermieden, so daß das Versuchstier nicht im Luftzug sitzt. Nach Verlassen des Versuchsrohres wird die Luft in konzentrierter Schwefelsäure getrocknet (15) und durch Watte (6) gefiltert. Der Luftstrom teilt sich dann, wird noch einmal über Calciumchlorid (17) zum Trocknen geleitet und gelangt getrennt im URAS- und MAGNOS-Gerät zur Analyse (18,19).

Zur Stoffwechseluntersuchung werden die Kohlendioxyd- und Sauerstoff-Partialdrücke kontinuierlich gemessen. Die Strömungsgeschwindigkeit der Luft im Versuchs-

rohr darf nicht zu gering sein, um eine Anreicherung des Kohlendioxyds zu vermeiden. Eine solche Anreicherung des ausgeatmeten CO_2 wirkt in hohem Maße als physiologischer Atemreiz. Vorversuche haben ergeben, daß der CO_2 -Partialdruck nicht sehr viel über dem Normal- CO_2 -Spiegel der atmosphärischen Luft (0,03 % CO_2) liegen darf. Um dieses zu erreichen, muß im vorliegenden Falle der Luftstrom ungefähr 250 l/h betragen.

Zur Bestimmung des Partialdruckes von Kohlendioxyd und Sauerstoff sind die handelsüblichen Messempfindlichkeiten von der Gerätefirma wesentlich gesteigert worden. Als Meßgeräte werden für das CO_2 der Ultrarotabsorptionsschreiber URAS (18) und für das O_2 der MAGNOS, der auf dem paramagnetischen Meßprinzip beruht, benutzt (beide HARTMANN & BRAUN) (19).

Während sich zur CO_2 -Bestimmung die Empfindlichkeit des URAS ohne große Schwierigkeit ausreichend weit steigern ließ, war dies für die Bestimmung des Sauerstoffverbrauches mit dem MAGNOS nicht in befriedigendem Maße zu erreichen. 50 Vergleichsmessungen über 24 Stunden bei etwas höheren Partialdrücken zur Ermittlung des Respiratorischen Quotienten RQ ergeben unter den vorliegenden Versuchsbedingungen (Ruheumsatz) einen mittleren RQ von $0,793 \pm 0,001$. Um für die eigentlichen Versuche mit den niedrigen Partialdrücken arbeiten zu können, ist auf die direkte Bestimmung des O_2 -Partialdruckes verzichtet worden. Es wird nur der Partialdruck des ausgeatmeten Kohlendioxyds registriert. Auf Grund der Tatsache, daß der Respiratorische Quotient unter den angegebenen Bedingungen konstant bleibt, kann über den RQ von der gemessenen Kohlen-

dioxydmenge auf den Sauerstoffverbrauch des Tieres während des Versuches geschlossen werden.

Die Eichung des Meßgerätes geschieht vor jeder Meßreihe mit definierter Eichluft.

Da der Energiehaushalt das Ziel dieser Betrachtungen ist, ist es zweckmäßig, den Stoffwechsel auf $\text{cal/cm}^2 \cdot \text{h}$ zu beziehen. Die Oberfläche $[\text{cm}^2]$ des Versuchstieres wird dabei nach der Gleichung

$$O = K \cdot G^{2/3} \quad (1)$$

(PEARSON (1947)) bestimmt, wobei für die weiße Maus

$K = 8,5 \text{ cm}^2/\text{g}^{2/3}$ zu setzen ist und G das Gewicht [Gramm] bedeutet.

Bei der Zuführung von definierter Strahlungsenergie werden drei Ultra-Vitalux-Lampen (OSRAM). (20) benutzt, die an einer Schiene über dem Versuchsrohr angebracht sind. Da die Strahlung UV-B enthält, wodurch bei längerer Einwirkung ein Erythem entstehen kann, wird dieser Anteil des Energiespektrums durch eine zwischen Lampen und Versuchsrohr angebrachte Glasplatte gefiltert. Das auf die Maus einwirkende Energiespektrum umfaßt die Wellenlängen von 340 nm bis 4μ . Die Bestrahlungsstärke beträgt im Abstand von 75 cm zum Tier $0,86 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{min}$, im Abstand von 50 cm $1,29 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{min}$. Um ein Aufheizen der Rohrwandungen während der Bestrahlung zu vermeiden, werden sie in dieser Zeit zusätzlich mit einem Ventilator gekühlt. Der eingestellte axiale Temperaturverlauf bleibt dann erhalten.

Zur Registrierung des Aufenthaltsortes der weißen Maus im Versuchsrohr wird eine automatische Kamera (ROBOT) (21) benutzt, die mit einer Elektronenblitzlampe gekoppelt ist. Mit einem Aufzug können 55 Aufnahmen ge-

macht werden. Die Kamera ist so eingestellt, daß alle 12 Minuten fotografiert wird, d.h. daß die Versuche auch nachts ununterbrochen laufen können. Die Mäuse zeigen keine Reaktion auf die Blitzlichtexposition, wie es auch von WOOD-GUSH (1959), PEARSON (1960b) beobachtet worden ist.

Der automatische Ablauf der einzelnen Meßvorgänge wird durch ein Schaltwerk (TESCH) gesteuert. Es ist so eingestellt, daß innerhalb von 12 Minuten das gesamte Schaltprogramm abgelaufen ist und sich dann wiederholt. Der Schaltablauf sieht folgendermaßen aus: Aufladen des Elektronenblitzgerätes und Auslösen des Kameraverschlusses, dann werden die Thermoelemente nacheinander eingeschaltet, wobei jeder Kontakt 1,2 Minuten geschlossen bleibt. Dadurch entsteht als Temperaturmeßkurve auf der Schreibtrommel des Nachlaufschreibers eine Treppenkurve, bei der jeder Treppensatz einen Temperaturwert angibt.

Für die Auswertung der Messungen der Wahltemperatur wird auf den Filmen die Lage des Versuchstieres mit einer Lupenvergrößerung bestimmt. Dabei ist als Temperaturmeßpunkt die Körpermitte festgelegt. Die mit den Thermoelementen gemessenen Temperaturen werden graphisch dargestellt, und daraus die Temperatur an der Aufenthaltsstelle der Maus durch Interpolieren bestimmt. Es werden nur solche Messungen verwertet, bei denen das Versuchstier in Ruhe ist. Aus den Stoffwechselkurven können die Aktivitäts- und Ruheperioden abgelesen werden.

3. Meßergebnisse

3.1. Bestimmung der Wahltemperatur

Zur Bestimmung der Energiebilanz bei der ruhenden weißen Maus ist die genaue Kenntnis der selbstgewählten Umgebungstemperatur erforderlich.

Mit der beschriebenen Versuchsanordnung soll bei der von früheren Autoren nicht erreichten Übereinstimmung des Temperaturgefalles in der Bodenplatte, den Wänden und der Luft die Wahltemperatur der weißen Maus bestimmt und mit den Werten dieser Autoren BODENTHEIMER (1941), HERTER (1952), STINGON und FISHER (1953) verglichen werden.

3.1.1 Wahltemperatur bei 12/12 Stunden Hell-Dunkel-Wechsel

Um zunächst den natürlichen Bedingungen des Tag-Nacht-Wechsels nahezukommen, werden die Messungen an 6 weißen Mäusen während des 12/12 Stunden-Tages durchgeführt. Der Licht-Dunkel-Wechsel tritt um 6⁰⁰ und um 18⁰⁰ Uhr ein, so daß die Tiere zwischen 6⁰⁰ und 18⁰⁰ Uhr Licht haben.

Die Ergebnisse sind in Tab. 1 aufgeführt. Die dort angegebenen Mittelwerte M_m mit ihren mittleren Abweichungen G_m werden aus den Wahltemperaturwerten einer Meßreihe ermittelt. Von den im Abstand von 12 Minuten gemachten Aufzeichnungen werden nur diejenigen berücksichtigt, bei denen aus den synchron registrierten Stoffwechselkurven Ruhephasen nachgewiesen worden sind. Diese lassen sich exakt ermitteln, da schon kleinste Bewegungen eine Änderung

Tabelle 1

Mittelwerte der Wahltemperatur im 12/12 Stunden-Tag

Tier Nr.	Dauer der Untersu- chung [h]	Anzahl der Einzelwer- te	$M_m \pm \sigma_m$ [°C]	Alter der Maus bei der Unter- suchung [Monate]
1a	24	70	31,8 $\pm$ 0,3	2-3
	9	20	31,1 $\pm$ 0,4	2-3
	20	62	33,4 $\pm$ 0,2	2-3
	22	68	32,6 $\pm$ 0,3	2-3
	20	57	33,8 $\pm$ 0,2	11-12
	10	11	32,5 $\pm$ 0,3	11-12
	8	11	31,8 $\pm$ 0,4	11-12
	20	57	32,6 $\pm$ 0,2	11-12
	21	60	34,3 $\pm$ 0,2	2-3
	23	66	31,6 $\pm$ 0,2	2-3
1b	20	64	34,1 $\pm$ 0,2	2-3
	22	62	32,7 $\pm$ 0,3	11-12
	22	56	33,6 $\pm$ 0,2	11-12
	15	35	32,1 $\pm$ 0,2	11-12
	18	61	31,9 $\pm$ 0,2	2-3
	11	34	34,2 $\pm$ 0,3	2-3
2a	20	59	33,7 $\pm$ 0,2	2-3
	30	66	32,0 $\pm$ 0,2	11-12
	21	55	33,6 $\pm$ 0,3	2-3
2b	20	69	32,7 $\pm$ 0,1	2-3
	19	53	34,2 $\pm$ 0,2	2-3
	10	28	32,1 $\pm$ 0,3	11-12
	28	61	33,2 $\pm$ 0,2	11-12
	30	64	33,4 $\pm$ 0,2	11-12
	21	74	32,3 $\pm$ 0,3	2-3
	22	66	31,5 $\pm$ 0,2	2-3
3a	22	62	33,4 $\pm$ 0,2	2-3
	22	66	33,2 $\pm$ 0,2	2-3
	22	61	32,6 $\pm$ 0,2	11-12
	23	69	32,3 $\pm$ 0,2	11-12
	21	65	31,8 $\pm$ 0,2	2-3
	22	60	32,0 $\pm$ 0,2	2-3
3b	20	62	34,1 $\pm$ 0,2	2-3
	23	71	33,3 $\pm$ 0,2	2-3
	30	64	31,1 $\pm$ 0,2	11-12
	28	67	32,9 $\pm$ 0,2	11-12

739

2 036

M_I 32,8 $\pm$ 0,2°C

des Stoffwechsels hervorrufen. Bei der Auswertung wird darauf geachtet, daß der Ruhezustand schon mindestens eine Minute vor der fotografischen Registrierung erreicht worden ist, was ebenfalls genau aus den Stoffwechselkurven abgelesen werden kann.

Zur Bestimmung der Wahltemperatur haben 36 Versuchsreihen mit 2.036 Einzelmessungen zur Verfügung gestanden. Die Mittelwerte M_m liegen zwischen $31,1$ und $34,3^{\circ}\text{C}$. Diese Schwankungsbreite - sie sei mit Σ_I bezeichnet - tritt nicht nur zwischen verschiedenen Mäusen auf, sondern kann auch bei ein und demselben Tier beobachtet werden.

Die Fehler σ_m der Mittelwerte M_m liegen erheblich unter der Schwankungsbreite Σ_I von $3,2^{\circ}\text{C}$; es erscheint deshalb sinnvoll, bei der Berechnung des Endergebnisses M_I den Mittelwert M_m einer Versuchsreihe als Einzelwert zu betrachten, das heißt man berechnet das arithmetische Mittel aus den M_m -Werten und nicht das gewogene arithmetische Mittel, das die Anzahl der Einzelmessungen berücksichtigt ^{x)}

Es ergibt sich für die Wahltemperatur bei Hell-Dunkel-Wechsel ein Mittelwert von $32,8 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$.

In seiner Arbeit über den Temperatursinn der Säugetiere gibt HERTER (1952) die Vorzugstemperatur der weißen Maus mit $34,61 \pm 0,07^{\circ}\text{C}$ an. Diese Vorzugstemperatur muß aus den bereits zu Anfang diskutierten Gründen zu hoch liegen. BODENHEIMER (1941) fand eine Vorzugstemperatur der weißen Maus von $32,48^{\circ}\text{C}$. STINSON und FISHER (1953), die in ihrer Arbeit über die Temperaturwahl von Hirschmäusen (*Peromyscus*

x) Für wertvolle Diskussionen über Fragen der Statistik bin ich Frau Professor M.P. GEPPERT sehr verbunden.

maniculatus bairdii) diese auch in vier Meßreihen an drei weißen Mäusen bestimmt haben, fanden Werte von $31^{\circ}, 33^{\circ}, 34^{\circ}$ und 34°C . Für ihre Untersuchungen benutzten sie ein Rohr aus Aluminiumlegierung, das in seinen Ausmaßen ungefähr dem hier verwendeten entspricht. Jedoch wurde bezüglich des axialen Wand- und Lufttemperaturgefälles die bei der vorliegenden Untersuchung gestellten Anforderungen nicht berücksichtigt.

3.1.2 Wahltemperatur bei Dauer-Hell und Dauer-Dunkel

Sowohl HERTER als auch BODENHEIMER sowie STINSON und FISHER haben ihre Untersuchungen nur jeweils wenige Stunden hintereinander bei diffusem Tageslicht durchgeführt. Die folgenden Versuche sollen klären, inwieweit Dauer-Hell und Dauer-Dunkel die Temperaturwahl beeinflussen.

Werden die Untersuchungen bei Dauer-Hell durchgeführt, so ergibt sich im Mittel von 13 Versuchsreihen mit 701 Einzelmessungen eine Wahltemperatur von $33,6 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ (Tab.2).

Tabelle 2
Mittelwerte der Wahltemperatur bei Dauer-Hell

Tier Nr.	Dauer der Untersuchung [h]	Anzahl der Einzelwerte	$M_m \pm \frac{6}{m}$ [$^{\circ}\text{C}$]	Alter der Maus bei der Untersuchung [Monate]
1a	21	58	$32,3 \pm 0,2$	4
	10	27	$34,2 \pm 0,3$	6
1b	22	50	$33,8 \pm 0,2$	4
	23	60	$33,5 \pm 0,2$	6
	16	45	$34,1 \pm 0,1$	6
2a	19	59	$33,8 \pm 0,2$	4
	22	69	$34,5 \pm 0,2$	6
	23	59	$33,4 \pm 0,1$	6
2b	24	67	$32,9 \pm 0,2$	4
	23	60	$34,2 \pm 0,2$	6
3a	17	48	$33,2 \pm 0,2$	6
3b	18	48	$32,3 \pm 0,2$	4
	22	51	$34,2 \pm 0,2$	6
260		701	$M_{II} \quad 33,6 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$	

In fünf Versuchsreihen mit 355 Einzelmessungen wird die Wahltemperatur bei völliger Dunkelheit bestimmt (Tab. 3); dabei ergibt sich der Wert $M_{III} = 32,6 \pm 0,4^{\circ}\text{C}$.

Tabelle 3

Mittelwerte der Wahltemperatur bei Dauer-Dunkel

Tier Nr.	Dauer der Untersu- chung [h]	Anzahl der Einzelwerte	$M_m \pm \sigma_m$ [$^{\circ}\text{C}$]	Alter der Maus bei der Untersu- chung [Monate]
4a	21	63	$33,8 \pm 0,2$	6-7
	23	77	$32,1 \pm 0,1$	6-7
4b	26	82	$31,6 \pm 0,1$	6-7
5a	24	67	$33,2 \pm 0,2$	6-7
5b	23	66	$32,5 \pm 0,2$	6-7
117		355	$M_{III} \ 32,6 \pm 0,4^{\circ}\text{C}$	

Der Unterschied zwischen dem Wahltemperaturwert bei 12/12 Stunden Hell-Dunkel und dem bei 24 Stunden Dauer-Hell ist nach STUDENT mit $P = 0,02$ signifikant. Ebenfalls mit einem P-Wert von 0,02 läßt sich der Unterschied zwischen 24 Stunden Dauer-Hell und 24 Stunden Dauer-Dunkel statistisch sichern. Nicht signifikant unterschieden sind die Werte bei den Beleuchtungsverhältnissen 12/12 Stunden Hell-Dunkel und 24 Stunden Dauer-Dunkel.

Aus den gleichzeitig aufgezeichneten Stoffwechselkurven ist ersichtlich, daß bei Hell-Dunkel-Wechsel und bei Dauer-Dunkel der Gesamtstoffwechsel des Versuchstieres höher ist als bei Dauer-Hell. Der Vergleich dieser Stoffwechselkurven zeigt weiter, daß bei Hell-Dunkel-Wechsel und Dauer-Dunkel längere Ruhepausen zwischen starken Aktivitätsschüben liegen. Bei 24stündiger Beleuchtung dagegen ist die Maus während der ganzen Untersuchungsdauer gleichmäßig weniger aktiv, die Ruhephasen sind kürzer. KLEITMAN

(1949) sowie HALBERG und BARNUM (1961) weisen auf eine mögliche Desorganisation bei Dauer-Hell im zellulären Bereich und in der Gesamtorganisation hin. Im Gegensatz zum Dauer-Licht zeigt das Versuchstier im Dauer-Dunkel in seinem Verhalten keine wesentlichen Unterschiede zum 12/12 Stunden-Tag.

3.2 Rhythmik der Wahltemperatur

Wie in der Einleitung bereits erwähnt worden ist, besteht bei Mäusen und Ratten eine Tagesrhythmik der Körpertemperatur. Dabei kann während des Aktivitätsmaximums in der Dunkelphase die Körpertemperatur bis zu 2°C höher liegen als während der Ruheperiode am Tage (BULLOUGH (1949/50a)).

Im Zusammenhang mit der Wärmebilanz darf erwartet werden, daß in Verbindung mit einer tagesperiodischen Rhythmik der Körpertemperatur eine Tagesrhythmik der Wahltemperatur bestehen muß.

Junge weiße Mäuse - im Alter von 2-3 Monaten - zeigen noch kein ausgeprägtes Verhalten in bezug auf eine tagesperiodische Rhythmik. Bei 6 Versuchsreihen liegt die mittlere Wahltemperatur während der Aktivitätsperiode etwa $1,0^{\circ}\text{C}$ niedriger als während der Ruhephase. Bei 8 Meßreihen wird ein umgekehrtes Verhalten festgestellt, nämlich bei Dunkelheit eine im Mittel um $1,3^{\circ}\text{C}$ erhöhte Wahltemperatur gegenüber der am Tage. Bei 6 Versuchsreihen können keine Unterschiede statistisch gesichert werden.

Unter den gleichen Versuchsbedingungen zeigen die gleichen Mäuse im Alter von 11-12 Monaten eine ausgeprägte Rhythmik der Wahltemperatur (Abb.4).

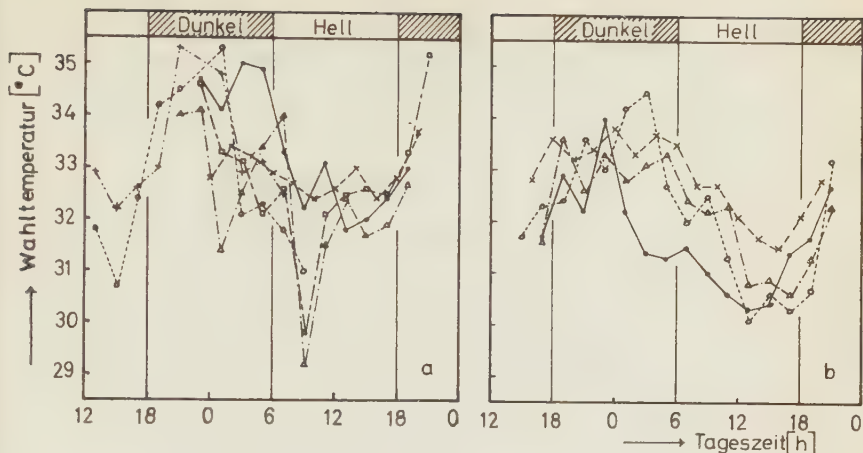


Abb. 4

Wahltemperatur-Rhythmik in Abhängigkeit von der Tageszeit bei 12/12 Stunden Hell-Dunkel-Wechsel. Jede Kurve stellt eine von einem Tier erhaltene Meßreihe dar. Die Abbildung 4a zeigt 6, die Abbildung 4b 4 Meßreihen.

Das unterschiedliche Verhalten der Mäuse innerhalb verschiedener Altersstufen kann auf verschiedene Tonuslagen zurückgeführt werden. HANKE (1953) stellte bei weißen Mäusen bis zu einem Alter von 2-3 Monaten eine vorherrschende Sympathicotonie fest. Das sympathische System bewirkt allgemein eine Leistungssteigerung. Waren die Tiere ungefähr drei Monate alt, so zeigten sie eine sich ständig ändernde Reaktionsbereitschaft. Danach verschob sich die Tonuslage des vegetativen Systems zur Vagotonie, was eine einheitliche Reaktionsweise zur Folge hatte. An Hand der Mitoseraten konnte BULLOUGH (1949/50b) ebenfalls bei Mäusen während der Erwachsenenstufe (3-12 Monate alt) eine stabile Phase nachweisen. HELLBRÜGGE (1960) berichtet über die Entstehung einer Tagesperiodik bei Säuglingen.

Zur Ermittlung der Wahltemperatur in Abhängigkeit von der Tageszeit werden für jede Meßreihe die Werte von jeweils zwei Stunden zusammengefaßt. Der Verlauf der Kurven kann mit Hilfe der Varianzanalyse für einen P-Wert von 0,05 statistisch gesichert werden.

Die in Abb.4a dargestellten Versuche gehen nicht über eine 24stündige Versuchsdauer hinaus, was zur sicheren Erfassung eines tagesrhythmischen Geschehens Voraussetzung wäre. Um jedoch bei den Untersuchungen gleichzeitig die Stoffwechselmenge exakt messen zu können, werden die Tiere unter Grundumsatzbedingungen gehalten, das heißt, daß ihnen schon 10-12 Stunden vor Versuchsbeginn Futter und Wasser entzogen werden. Bei einer zu langen Dauer der Untersuchungen besteht die Gefahr, daß unphysiologische Reaktionen auftreten können. Nur bei einigen Meßreihen ist zur Kontrolle die Versuchsdauer auf 28-30 Stunden ausgedehnt worden (Abb.4b).

Es kann gezeigt werden, daß die Wahltemperatur bei Hell-Dunkel-Wechsel einer Tagesrhythmik folgt. Die mittlere Wahltemperatur in der Zeit zwischen 18⁰⁰ und 6⁰⁰ Uhr liegt um durchschnittlich 1,2⁰C höher als zwischen 6⁰⁰ und 18⁰⁰ Uhr.

Die bei Hell-Dunkel-Wechsel zu beobachtende Tagesrhythmik der Wahltemperatur bei adulten weißen Mäusen wird auch bei 24 Stunden Dauer-Hell beibehalten ($P=0,05$). Die Tiere suchen auch hier während der natürlichen Nacht eine um durchschnittlich 1,0⁰C höhere Umgebungstemperatur auf als während des Tages (Abb.5)

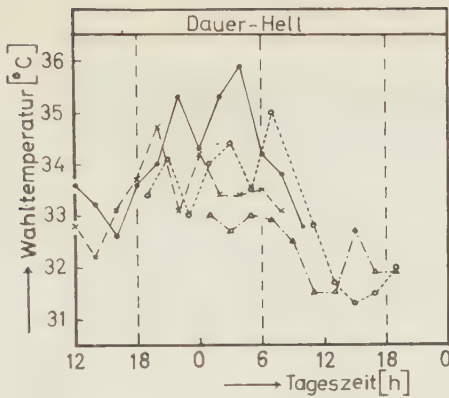


Abb. 5

Wahltemperatur-Rhythmik in Abhängigkeit von der Tageszeit bei 24 Stunden Dauer-Hell. Die Abbildung enthält 5 Meßreihen.

Bei 24 Stunden Dauer - Dunkel zeigen die Tiere kein ausgeprägtes tagesrhythmisches Verhalten. Der Kurvenverlauf ist durch verhältnismäßig große Unregelmäßigkeiten gekennzeichnet (Abb. 6).

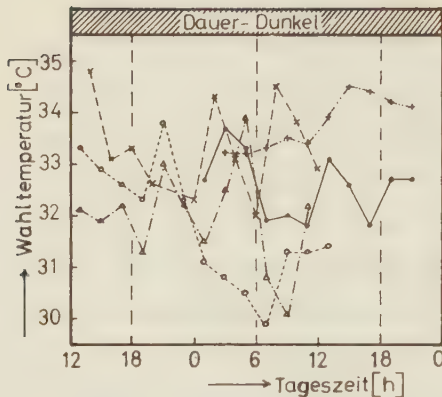


Abb.6

Wahltemperatur-Rhythmik in Abhängigkeit von der Tageszeit bei 24 Stunden Dauer-Dunkel. In der Abbildung sind 5 Meßreihen dargestellt.

3.3 Bestimmung der Hautoberflächentemperatur

Um bei der Aufstellung einer Energiebilanz die einzelnen Wärmeaustauschvorgänge richtig beurteilen zu können, muß die Temperatur der Hautoberfläche bei den gegebenen Versuchsbedingungen bekannt sein. Diese Untersuchungen können aus technischen Gründen nicht in dem Versuchsrohr selbst durchgeführt werden. In einem entsprechend kurzen Rohrstück, das in einem Wasserbad bei $32,8 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ liegt und mit Luft durchströmt wird, kann mittels Thermoelementen die Temperatur der Hautoberfläche an verschiedenen Stellen einer ruhenden weißen Maus gemessen werden. Diese Untersuchungen werden alle 4 Stunden

wiederholt - mit Ausnahme von 4⁰⁰ Uhr - um eine Aussage über eine tageszeitliche Abhängigkeit der Hauttemperatur machen zu können. In Abb. 7 sind die Mittelwerte mit ihren mittleren Abweichungen angegeben. Nach STUDENT sind die Maxima- und Minima-Werte mit $P = 0,05$ statistisch signifikant unterschieden.

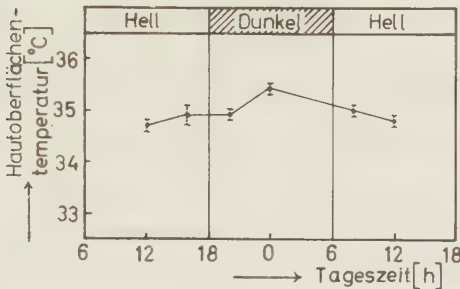


Abb. 7

Hautoberflächentemperatur in Abhängigkeit von der Tageszeit bei 12/12 Stunden Hell-Dunkel-Wechsel, gemessen an verschiedenen Stellen einer ruhenden weißen Maus. In der Abbildung sind die Mittelwerte mit ihren mittleren Abweichungen angegeben.

Es kann also eine Tagesrhythmik der Hauttemperatur bei der ruhenden weißen Maus festgestellt werden. Die durchschnittliche Hautoberflächentemperatur beträgt $34,9 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$.

3.4 Bestimmung des Ruhestoffwechsels

Grundvoraussetzung für die Aufstellung einer Energiebilanz ist die Erfassung des wirklichen Ruheumsatzes. Unter dem Begriff des Ruheumsatzes soll derjenige Stoffwechsel verstanden werden, den ein Tier, dem 10-12 Stunden vor Versuchsbeginn Futter und Wasser entzogen worden sind, bei vollkommener Ruhe aufweist. Dieses Kriterium läßt sich gut aus den kontinuierlich aufgezeigten Gasstoffwechselkurven ablesen, wie bereits betont wurde.

Über den Ruheumsatz bei Mäusen gehen die Angaben in der Literatur sehr auseinander (siehe Einleitung); seine Abhängigkeit von der Tageszeit ist selten untersucht worden. Für die weiße Maus fehlen Messungen des Ruhestoffwechsels im Hinblick auf eine Tagesrhythmik ganz.

3.4.1 Tagesverlauf des Ruhestoffwechsels bei Wahltemperatur

Sechs weiße Mäuse werden mindestens 14 Tage lang zwischen 6⁰⁰ und 18⁰⁰ Uhr bei Licht und zwischen 18⁰⁰ und 6⁰⁰ Uhr bei Dunkelheit gehalten. Während der Versuche unterliegen sie dem gleichen Beleuchtungsschema. Die Mäuse sind bei Versuchsbeginn knapp ein Jahr alt. Während dieser Altersstufe zeigen die Tiere ein einheitliches Reaktionsverhalten, wie bereits in 3.2 gezeigt werden konnte.

In Abb.8 ist der Verlauf des Ruhestoffwechsels in Abhängigkeit von der Tageszeit wiedergegeben. Für die einzelnen Meßpunkte werden die Ruhestoffwechselwerte von je zwei Stunden zusammengefaßt. Jede Kurve stellt eine Meßreihe von einem Tier dar. Die Varianzanalyse ergibt, daß der Verlauf der 24 Kurven mit einem P-Wert von 0,001 gesichert ist. Aus den bereits bei den Untersuchungen der

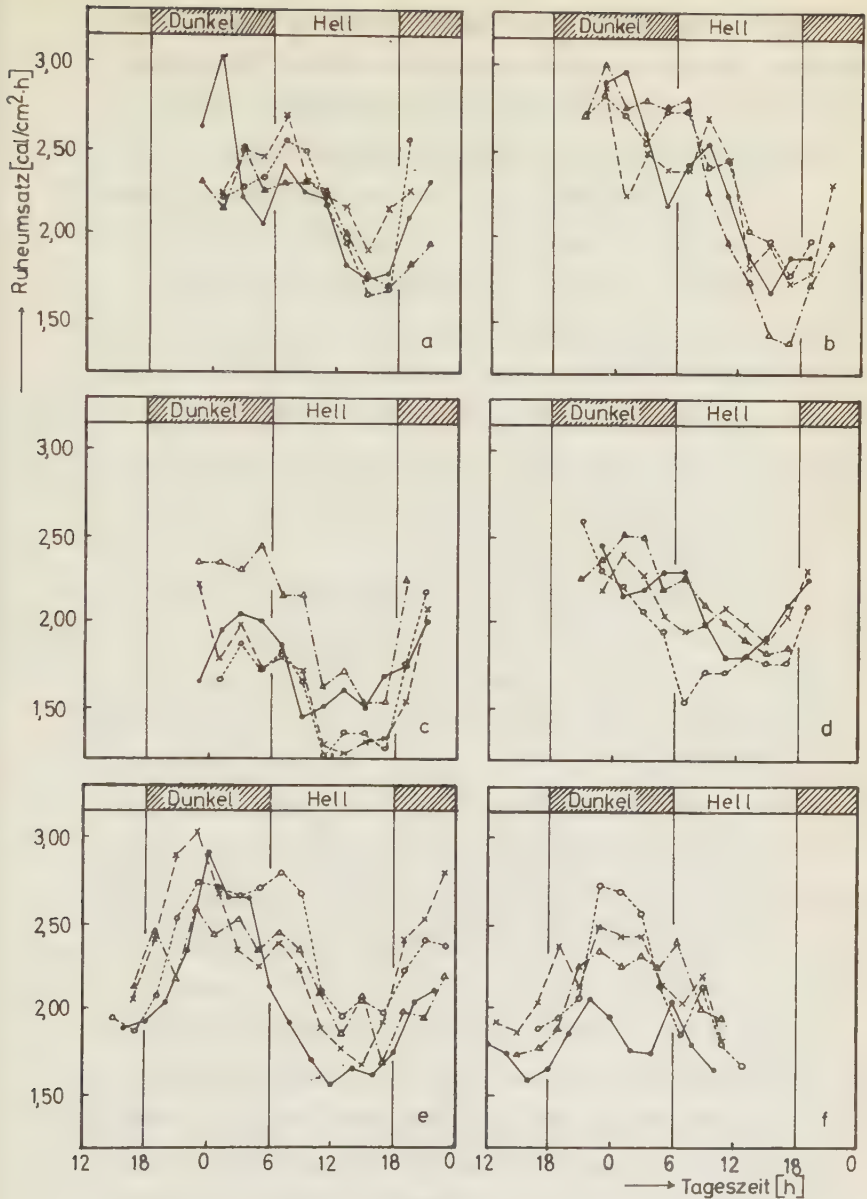


Abb. 8

Ruheumsatz-Rhythmik bei Wahltemperatur in Abhängigkeit von der Tageszeit bei 12/12 Stunden Hell-Dunkel-Wechsel. Die Abbildungen a-f zeigen jeweils 4 verschiedene Meßreihen.

Mahltemperaturrhythmik dargestellten Gründen konnten die Meßreihen Überwiegend nur durchschnittlich 24 Stunden ununterbrochen durchgeführt werden. Zur Kontrolle wurden 4 Versuche auf 28 bis 30 Stunden ausgedehnt (Abb.8e).

Die Meßergebnisse zeigen, daß eine Erhöhung des Ruhestoffwechsels während der Nacht gegenüber dem Ruheumsatz am Tage stattfindet. Die gemessenen Unterschiede sind signifikant. Die auftretenden Hauptmaxima und -minima im Verlauf von 24 Stunden sind etwa die gleichen, wie sie bei der Laufaktivität (NOTHDUNFT (1951), ASCHOFF (1952), ZOLLHAUSER (1958)) und beim Aktivitätsstoffwechsel (PEARSON (1947), MOYAT (1957)) der weißen Maus gefunden worden sind. Der Verlauf der vorliegenden Ruheumsatzkurven bestätigt die Beobachtungen von PEARSON (1947) und ZOLLHAUSER (1958) über die Laufaktivität, daß die weiße Maus eine gewisse Tagesaktivität besitzt. Diese äußert sich darin, daß der Wechsel zwischen Dunkel und Hell nicht sofort mit dem Übergang von der Aktivitäts- zur Ruhephase beantwortet wird. Das Minimum des Ruhestoffwechsels liegt zwischen 13⁰⁰ und 17⁰⁰ Uhr. Bei der Ratte konnte HENSONER (1957) die gleichen Zusammenhänge zwischen Ruhestoffwechsel und Aktivitätsniveau feststellen. McNAB (1963) fand bei Untersuchungen an Peromyscus ebenfalls eine Gleichläufigkeit der Kurven.

Der Ruheumsatz innerhalb von 24 Stunden beträgt bei einem 12/12 Stunden H e l l - D u n k e l wechsel $2,07 \pm 0,06 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{h}$. Die Multiplikation mit der mittleren Oberfläche der betreffenden Versuchstiere von 70 cm^2 ergibt den Wert von $145 \pm 2 \text{ cal/Tier.h}$. Werden die Mäuse bei 24 Stunden D a u e r b e l e u c h t u n g gehalten und untersucht, dann bleibt die Tagesrhythmik des Ruhestoff-

wechsels ($P = 0,001$) erhalten (Abb.9). Der Ruheumsatz innerhalb von 24 Stunden von $1,97 \pm 0,08 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{h}$ - bei einer mittleren Oberfläche der untersuchten Tiere von 72 cm^2 sind es $142 \pm 6 \text{ cal/Tier.h}$ - liegt dabei in vergleichbarer Höhe wie der bei Hell-Dunkel-Wechsel.

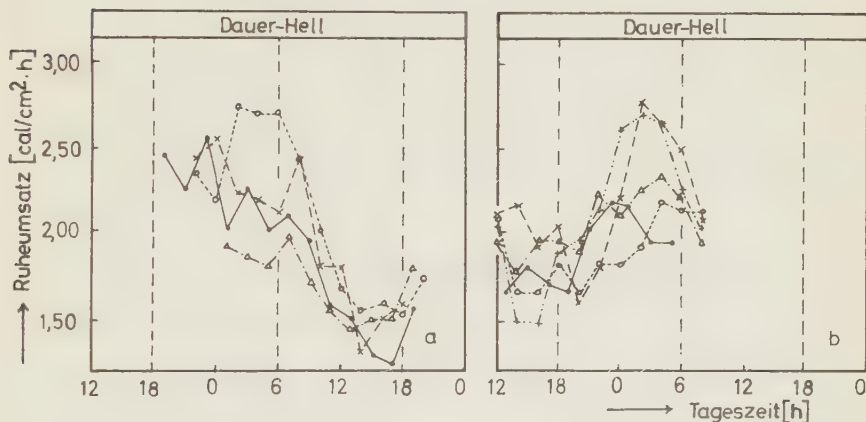


Abb.9

Ruheumsatz-Rhythmik bei Wahltemperatur in Abhängigkeit von der Tageszeit bei 24 Stunden Dauer-Hell. Abb.9a: Adaptationszeit an Dauer-Hell 14 Tage (4 Meßreihen); Abb. 9b: Adaptationszeit an Dauer-Hell 2 Monate (5 Meßreihen).

Werden die Tiere nicht nur 14 Tage (Abb.9a), sondern zwei Monate bei ständiger Beleuchtung gehalten bevor sie zur Untersuchung gelangen, so kann man nach den Arbeiten von ASCHOFF (1951), NOTHDURFT (1951), MÜLLER und GIERBERG (1957) eine Verlängerung der Periodendauer auf rd. 26 Stunden erwarten. Berücksichtigt man diese zeitliche Phasenverschiebung, so tritt die Ruheumsatzerhöhung bei Beginn

der nächtlichen Aktivität entsprechend verzögert ein. Der Ruhestoffwechsel wird - statt um 18⁰⁰ Uhr, wie die Abb. 8 zeigt - nach Abb. 9b erst zwischen 20⁰⁰ Uhr und 22⁰⁰ Uhr erhöht.

Der Ruheumsatz bei 24 Stunden Dauer-Dunkel ist in Abhängigkeit von der Tageszeit in Abb.10 dargestellt. Auch unter diesen Versuchsbedingungen bleibt die tagesperiodische Ruhestoffwechselrhythmik erhalten. Der Verlauf aller fünf Kurven ist mit einem P-Wert von 0,001 statistisch gesichert. Die innerhalb von 24 Stunden erhaltenen Werte weichen nur wenig von den bei 12/12 Stunden Hell-Dunkel-Wechsel gemessenen ab. Der Ruheumsatz

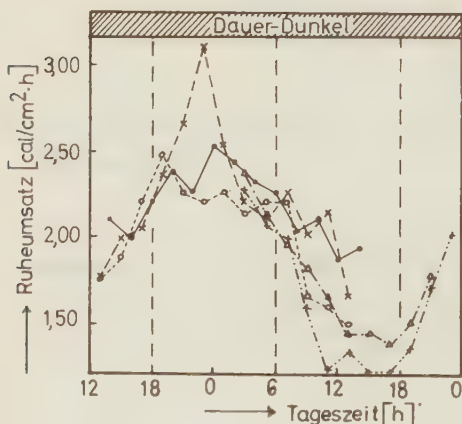


Abb. 10

Ruheumsatz-Rhythmik bei Wahltemperatur in Abhängigkeit von der Tageszeit bei 24 Stunden Dauer-Dunkel. Die Abbildung zeigt 5 Meßreihen.

beträgt durchschnittlich $1,91 \pm 0,12 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{h}$, oder $151 \pm 9 \text{ cal/Tier} \cdot \text{h}$ bei einer mittleren Tieroberfläche von

79 cm². Eine eindeutige Phasenverkürzung, wie sie für die Aktivitätsrhythmik bei Dauer-Dunkel von ASCHOFF (1951), NOTHDURFT (1951), MÜLLER und GIERBERG (1957) gefunden wurde, ist aus den Kurven nicht ersichtlich.

3.4.2 Ruhestoffwechsel in Abhängigkeit von einer erzwungenen Umgebungstemperatur

Wird die Maus durch eingebaute Sperren gezwungen, sich nicht mehr in dem von ihr gewählten Temperaturbereich aufzuhalten, so setzt eine Stoffwechselsteigerung auch bei Ruhe ein, die für eine Temperaturdifferenz von 1°C ungefähr 10 % beträgt (Abb.11). Eine solche Steigerung des Ruheumsatzes hat ihre Grenze bei einer Umgebungstemperatur von 20-21°C. Eine weitere Erniedrigung läßt den Wert des Ruhestoffwechsels abrupt um rund 56 % gegenüber dem Ruheumsatz bei Wahltemperatur sinken. Über ein gleiches Verhalten berichtet ASZÓDI (1921); ferner darüber, daß bei noch tieferen Temperaturen die Mäuse in einen winterschlafähnlichen Zustand verfallen sind.

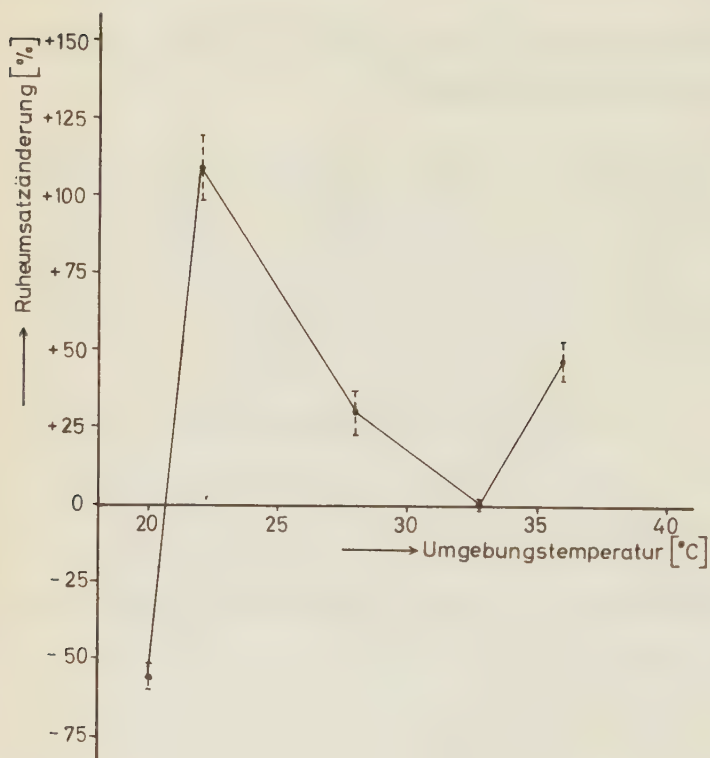


Abb. 11

Änderung des Ruheumsatzes, bezogen auf den Ruheumsatz bei Wahltemperatur (32,8°C), in Abhängigkeit von erzwungenen Umgebungstemperaturen. Die dargestellten Werte wurden aus mehreren Messungen an verschiedenen Mäusen erhalten.

4. Energiebilanz

4.1 Energieumsatz bei der ruhenden weißen Maus

Die Bestimmung der Wahltemperatur und des Ruhe-stoffwechsels im Wahltemperaturbereich gibt die Möglichkeit, eine Aussage über die verschiedenen Anteile der Wärmeaustauschvorgänge bei der weißen Maus zu machen.

Die im Körper bei Ruhe durch Verbrennung gebildete Wärme wird als Ruheumsatz bestimmt. Um diese Wärme wieder abzugeben, stehen dem homiothermen Organismus zur Verfügung:

die Abstrahlung an die kältere Umgebung,
die Wärmeleitung in der Grenzfläche Oberhaut-Boden,
die Konvektion in der Grenzfläche Oberhaut-Luft,
die Verdunstung über die Haut und die Atemwege.

Die Anteile der einzelnen Faktoren im Wärmehaushalt eines Organismus sind abhängig von der Beschaffenheit der Oberhaut, die beim Menschen, Säuger oder Vogel isolationsmäßig verschieden ausgestattet ist. Aus dem Meßwert der Wahltemperatur und der Kenntnis der Temperaturverteilung im Versuchsrohr, insbesondere der Rohrwandtemperatur, lassen sich die ersten beiden Beträge für die verschiedenen Wärmeabgaben mit verhältnismäßig großer Genauigkeit rechnerisch bestimmen. Durch Vergleich mit dem Ruheumsatz können Aussagen über die Größe der weiteren Anteile an der Wärmeabführung gemacht werden.

4.1.1 Anteile des Energieumsatzes

Nach den in Abschnitt 3.1.1 beschriebenen Messungen beträgt die Wahltemperatur $32,8^{\circ}\text{C}$. Bei der Abgabe der bei Ruhe gebildeten Wärme von der Körperoberfläche aus sind hauptsächlich die Strahlung und die Wärmeleitung von Bedeutung, und zwar die Strahlung bei der Wärmeabführung an die Umgebung und die Leitung bei der Wärmeabführung an die Bodenplatte.

Die Wärmeleitung zwischen zwei Körpern ist gegeben durch die Gleichung

$$Q_L = \lambda \cdot q \cdot \frac{t_H - t_B}{l}, \quad (2)$$

wobei λ die Wärmeleitzahl angibt, die für Fell $0,6 \cdot 10^{-4}$ cal/cm.s.Grad (BÜTTNER (1938)) beträgt.

Bei der Bestimmung der Wärmeabgabe an die Bodenplatte durch das sich in Ruhe befindende Versuchstier wird angenommen, daß die Maus mit ungefähr einem Drittel ihrer Körperoberfläche die Bodenplatte berührt ^{x)}. Die durchschnittliche Körperoberfläche der untersuchten Mäuse beträgt 70 cm^2 , so daß $q = 23 \text{ cm}^2$ zu setzen ist. t_H ist die bei Wahltemperatur gemessene Hautoberflächentemperatur, für die ein durchschnittlicher Wert von $34,9^{\circ}\text{C}$ bestimmt worden ist. Die Temperatur der Bodenplatte t_B beträgt durchschnittlich $32,8^{\circ}\text{C}$. Für die Felldicke l sind $0,2 \text{ cm}$ gemessen worden.

Die weiße Maus gibt bei ihrer Wahltemperatur von $32,8^{\circ}\text{C}$ und bei Ruhe durch Berührung mit der Bodenplatte an diese 52 cal/h ab.

^{x)} Die sich in Ruhe befindende Maus berührt mit ihrer Ventralseite vollkommen die Bodenplatte.

Bei der Wärmeabgabe eines Körpers an die Umgebung - ausschließlich der durch Berührung - ist die Strahlung der überwiegende Faktor, und zwar kommt es dabei auf die Temperatur der den Organismus umgebenden Flächen an. Dieser Form der Wärmeabführung unterliegen die 2/3 der Körperoberfläche, die bei Ruhe nicht mit der Bodenplatte in Berührung sind. Nach dem STEFAN-BOLTZMANNschen Gesetz gilt für

$$Q_S = \sigma \cdot \epsilon (T_H^4 - T_U^4), \quad (3)$$

wobei σ die Strahlungskonstante $= 1,38 \cdot 10^{-12} \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{Grad}^4$ und ϵ die Emissionszahl beschreiben, die für Fell 0,99 (BÜTNER (1938)) beträgt; Das Fell ist also als ein fast schwarzer Körper anzusehen. T_H ist die absolute Hauttemperatur ($307,9^\circ\text{K}$) und T_U die absolute Temperatur der umgebenden Flächen ($305,8^\circ\text{K}$).

Die Wärmeabgabe durch Strahlung an die Umgebung beträgt durchschnittlich 57 cal/Tier.h.

Die im Körper gebildete Wärme wird ferner durch Verdunstung über die Haut und den Atem abgegeben. SCHMIDT-NIELSEN und SCHMIDT-NIELSEN (1950) fanden bei ruhenden weißen Mäusen einen durchschnittlichen Gesamtwasserverlust von 0,85 mg $\text{H}_2\text{O}/\text{ml O}_2$. Bei der vorliegenden Arbeit kann durch die Bestimmung des RQ und mit Hilfe der gemessenen Kohlendioxydabgabe genau der Sauerstoffverbrauch errechnet werden. Bei einer Verdampfungswärme des Wassers bei 35°C von 580 cal/g H_2O gibt die Maus bei Ruhe im Durchschnitt 15 cal/Tier.h durch Wasserverdunstung ab. Nach CHEV (1955) ist bei der Maus *Peromyscus maniculatus sonoriensis* der Wasserverlust über die Haut und die Atemwege ungefähr

gleich groß. Das gleiche fand TENNENT (1945/46) bei der Ratte.

Tabelle 4 gibt eine Gegenüberstellung der prozentualen Anteile der Wärmeabgaben bei der ruhenden weißen Maus, deren durchschnittlicher Ruhestoffwechsel $2,07 \text{ cal/cm}^2 \text{ h}$ oder 145 cal/Tier.h beträgt. Der hohe Wärmeverlust durch Leitung bei der Maus ist verständlich, wenn man berücksichtigt, daß die Bodenplatte des Versuchsrohres aus Messing

Tabelle 4

Wärmeverlust in % bei der ruhenden weißen Maus

Wärmeverlust durch	Maus
Strahlung	39
Leitung	36
Konvektion	15
Verdunstung über die Haut	5
Verdunstung über die Atemwege	5

besteht. Die von der Maus abgeführte Wärmemenge wird wegen der hohen Wärmeleitfähigkeit des Metalls vollständig abgeführt, ohne daß eine merkliche örtliche Temperaturerhöhung an dem Ruheplatz des Tieres entsteht. Die Wärmeverluste durch Konvektion und Verdunstung sind bei der Maus kleiner, als sie zum Beispiel vom Menschen bekannt sind (BÜTTNER (1938)), was durch die bessere Isolationswirkung des dicht-behaarten Felles der Maus im Vergleich mit der menschlichen Haut bedingt wird.

Der hohe Anteil des Wärmeverlustes durch Leitung ist die Voraussetzung dafür, daß die Bestimmung der Wahl-

temperatur mit relativ großer Sicherheit durchgeführt werden kann.

4.1.2 Änderung durch Energieeinstrahlung

Es ist weiter untersucht worden, in welcher Weise der Energiehaushalt durch eine definierte Energieeinstrahlung von außen geändert wird.

Bei der Messung des Einflusses von Energiestrahlung werden drei Ultra-Vitalux-Lampen (OSRAM) benutzt, die an einer Schiene über dem Versuchsrohr so angebracht worden sind, daß die Bestrahlungsstärke in Höhe des Mäuserückens in 75 cm Abstand 0,86 und in 50 cm 1,29 cal/cm².min beträgt. Der letzte Wert entspricht ungefähr der Bestrahlungsstärke der Sonne, gemessen an der Erdoberfläche (BÜTTNER (1938)).

Eine Übersicht über die Bestrahlungsstärke, die Dauer der Energiezufuhr und die Energie pro Tier während eines Bestrahlungsversuches gibt Tabelle 5.

Tabelle 5

Bestrahlungs- stärke [cal/cm ² .min]	Bestrahlungs- dauer [min]	Eingestrahlte Energie/Tier [cal]
0,86	45	1.470
0,86	65	2.230
0,86	90	3.170
0,86	120	3.710
0,86	134	4.150
1,29	88	4.650
1,29	120	6.650

Von den senkrecht einfallenden Strahlen werden rd. 50 % der geometrischen Oberfläche der ruhenden Maus getroffen. Bei der Bestimmung der auf das Tier während der Bestrahlung einwirkenden Energie ist dieser Wert zu Grunde gelegt worden.

Abb.12 stellt den typischen Verlauf einer Meßreihe dar. Die Pfeile geben an, wann und wie lange die Einstrahlung vorgenommen worden ist. Die zugestrahlte Energie pro Tier während eines Bestrahlungsversuches beträgt dabei 3.710 bzw. 4.150 cal. Die Abbildung zeigt eine deutliche Erniedrigung der Wahltemperatur und des Ruhestoffwechsels bei Energiezufuhr durch Bestrahlung. Man erkennt weiter,

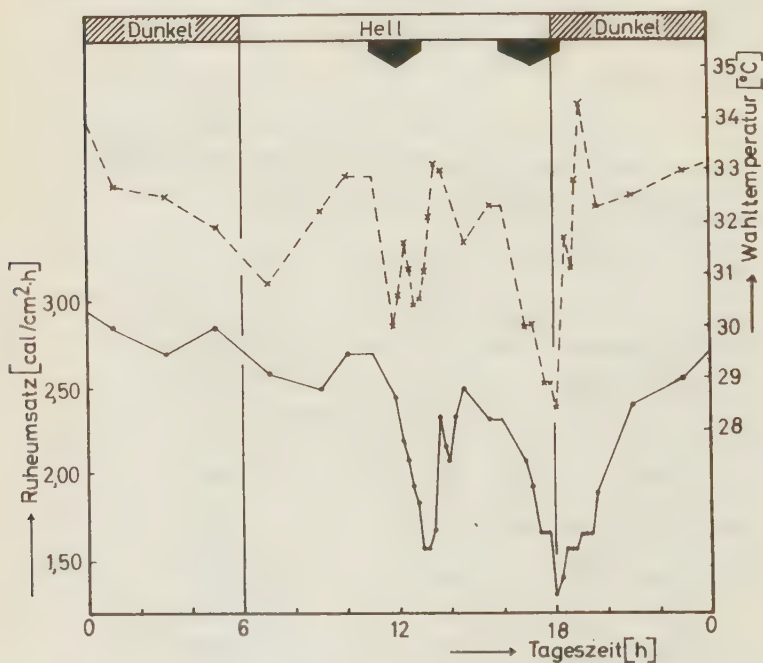


Abb.12

Beeinflussung von Ruhestoffsatz —. und Wahltemperatur x--x bei Energiezufuhr von außen, dargestellt an einer typischen Meßreihe. Die Pfeile geben an, wann und wie lange Energie zugeführt worden ist.

daß die größte Ruheumsatzsenkung etwas später eintritt als die größte Wahltemperaturerniedrigung. In gleicher Weise erreicht nach Beendigung der Bestrahlung der Ruheumsatz später als die Wahltemperatur seinen alten Wert.

In Tabelle 6 sind für die jeweilige Energiezufuhr pro Tier während des Bestrahlungsversuches die mittleren Wahltemperatur- und Ruhestoffwechselerniedrigungen angegeben, außerdem die Bestrahlungsdauer und die Dauer der Ruheumsatz- und Wahltemperaturerniedrigung.

Tabelle 6

Eingestrah- te Energie/ Tier [cal]	Bestrah- lungs- dauer [min]	Mittlere Wahltem- peratur- erniedri- gung [°C]	Dauer der Wahltempe- raturer- niedri- gung [min]	Mittlere Ruheum- satz- niedri- gung [%]	Dauer der Ruhe- umsatz- erniedri- gung [min]
1.470	45	-	-	-	-
2.230	65	-	-	21,9	85
3.170	90	3,6	90	21,3	133
3.710	120	2,1	120	25,0	138
4.150	134	2,3	153	28,5	201
4.650	88	4,2	88	16,9	197
6.650	120	2,2	173	36,6	244

Es zeigt sich, daß nach Beendigung der Bestrahlung die Fortdauer der mittleren Ruhestoffwechselsenkung abhängig ist von der zugestrahlten Energie pro Tier während eines Versuches, und zwar in dem Sinne, daß bei stärkerer Energiezufuhr die Ruheumsatzerniedrigung am längsten anhält. Eine Abhängigkeit der Strahlungsnachwirkung beim Aufsuchen des Praeferendums kann nicht festgestellt werden.

In gleicher Weise wie im vorangegangenen Kapitel soll nun eine Bilanz des Energieumsatzes aufgestellt werden.

Die Senkung des Ruhestoffwechsellniveaus während der Bestrahlung ergibt sich direkt aus den Stoffwechselkurven.

Mit Hilfe der Gleichungen (2) und (3) können wie in 4.1.1 die Wärmeabgaben durch Leitung an die Bodenplatte Q_L' und durch Strahlung an die Umgebung Q_S' bestimmt werden, die die weiße Maus bei der mittleren Wahltemperatur während der Energieeinstrahlung E abgibt. Bei der Berechnung wird angenommen, daß trotz der Wahltemperaturerniedrigung eine Hauttemperatur von $34,9^{\circ}\text{C}$ aufrechterhalten wird, bedingt durch die Energiezufuhr von außen. Die so ermittelten Wärmeabgabemengen werden mit den Werten ohne Energieeinstrahlung Q_L und Q_S verglichen. Dabei gelten als Vergleichswerte die Messungen, die innerhalb einer Stunde vor der Bestrahlung gemacht worden sind.

Aus dem Verhalten der Tiere kann man schließen, daß während der Energiezufuhr durch Strahlung die aufgesuchte kältere Umgebungstemperatur zusammen mit der Ruhestoffwechselsenkung dem Tier das "Behaglichkeitsgefühl" vermittelt.

Durch den Übergang in eine kältere Umgebung steigt der Energieverlust durch erhöhte Abstrahlung um $(Q_S' - Q_S)$ und durch erhöhte Wärmeableitung um $(Q_L' - Q_L)$; dazu kommt die geringere Energieproduktion infolge des niedrigeren Ruheumsatzes von $(E_R - E_R')$. Diese Energieverluste des Tieres müssen durch zugestrahlte Energie ausgeglichen werden. Der dafür notwendige Energiebetrag E_W läßt sich also bestimmen als

$$E_W = (Q_L' - Q_L) + (Q_S' - Q_S) + (E_R - E_R'). \quad (4)$$

Alle Werte sind bezogen auf den Energieumsatz des Tieres für die Dauer der Senkung der Wahltemperatur und des Ruheumsatzes. Von der Wärmeabgabe durch Konvektion und Verdunstung wird angenommen, daß sie sich nur so geringfügig ändert, daß sie für die hier angestellten Betrachtungen vernachlässigbar ist.

In Tabelle 7 sind die Auswertungen für die in Tabelle 6 angegebenen Messungen der Wahltemperatur- und Ruhestoffwechselsenkungen zusammengefaßt.

Tabelle 7

E	$(Q_L' - Q_L) +$ $(Q_S' - Q_S)$	$(E_R - E_R')$	E_W	$\frac{E_W}{E}$
[cal]	[cal]	[cal]	[cal]	[%]
1.470	-	-	-	-
2.230	-	43	43	1,9
3.170	317	72	389	12,3
3.710	221	106	327	8,8
4.150	310	157	467	11,3
4.650	362	79	441	9,5
6.650	585	223	808	12,2

Der in der letzten Spalte eingetragene Quotient von E_W/E entspricht dem Anteil der im Organismus wirksam werdenden Energie. Die Abhängigkeit dieses Quotienten von der gesamten Bestrahlungsstärke ist in Abb.13 dargestellt. Aus der Kurve ist ersichtlich, daß dem Organismus ein Mindestbetrag an Strahlungsenergie zugeführt werden muß, damit eine Änderung des Energiehaushaltes eintritt. Dieser Betrag ist unabhängig von der Bestrahlungszeit in den untersuchten

Grenzen von 88-134 Minuten. Wird der Mindestbetrag von rd. 3.000 cal erreicht, dann beträgt der Anteil der zur Wirkung kommenden Strahlungsmenge von der zugeführten Energie nahezu konstant $10,8 \pm 0,7$ %. Bemerkenswert ist dabei die verhältnismäßig geringe Streuung der Werte von E_W/E ,

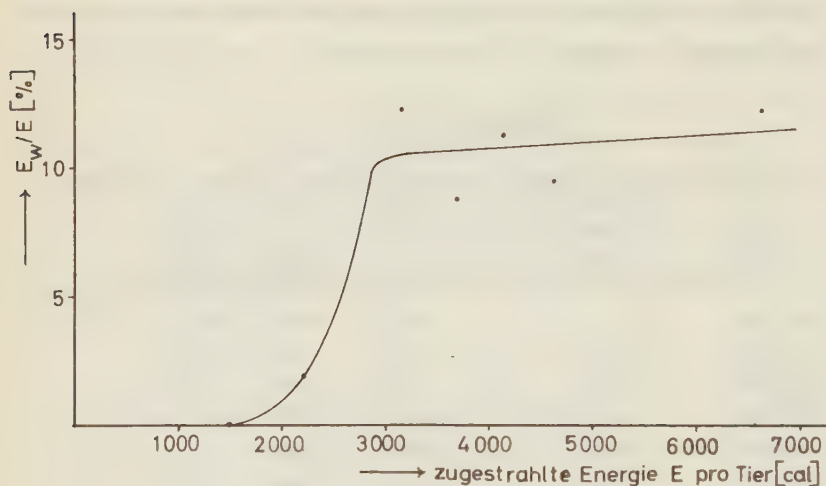


Abb. 13

Der Anteil der wirksam werdenden Energie (E_W) an der zugestrahlten Energie (E) in Prozent in Abhängigkeit von E pro Tier während eines Bestrahlungsversuches.

die unsere Annahme, daß es sich um einen reinen physikalischen Effekt der Reflexion und Streuung handelt, stützt.

Ein weiteres auffallendes Ergebnis der Meßreihe ist die Tatsache, daß nach Überschreiten eines bestimmten zugestrahlten Energiebetrages die Wirkung abrupt einsetzt.

Physikalische Reflexionsmessungen für das Fell der weißen Maus sind bisher nicht durchgeführt worden.

DIRMHIRN (1964) fand bei Untersuchungen am Fell des weißen Lammes in dem Spektralbereich von 800-1.300 nm, in dem der größte Anteil der Strahlung der Ultra-Vitalux-Lampe liegt, ein Reflexionsvermögen von rund 75 %.

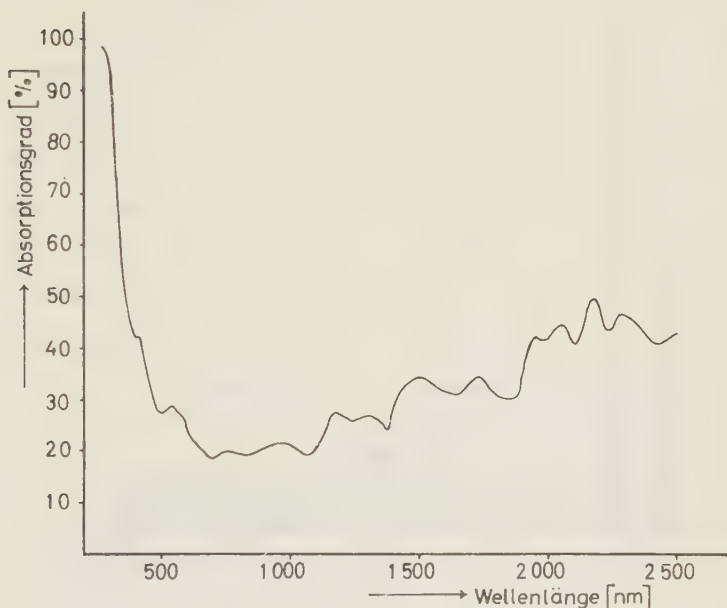


Abb. 14

Spektraler Absorptionsgrad des Felles einer weißen Maus.

Messungen der Absorption und ihre Abhängigkeit von dem eingestrahlteten Spektrum (340-2.500 nm) für das Fell der weißen Maus ergeben die in den Abb. 14 und 15 dargestellten Kurven ^{x)}. Bei Bestrahlung mit Ultra-Vitalux-Lampen werden vom Fell einer weißen Maus in dem angegebe-

x) Herrn Dipl.-Phys. MAHR der Firma OSRAM darf ich an dieser Stelle für die weitgehende Unterstützung bei den Messungen danken.

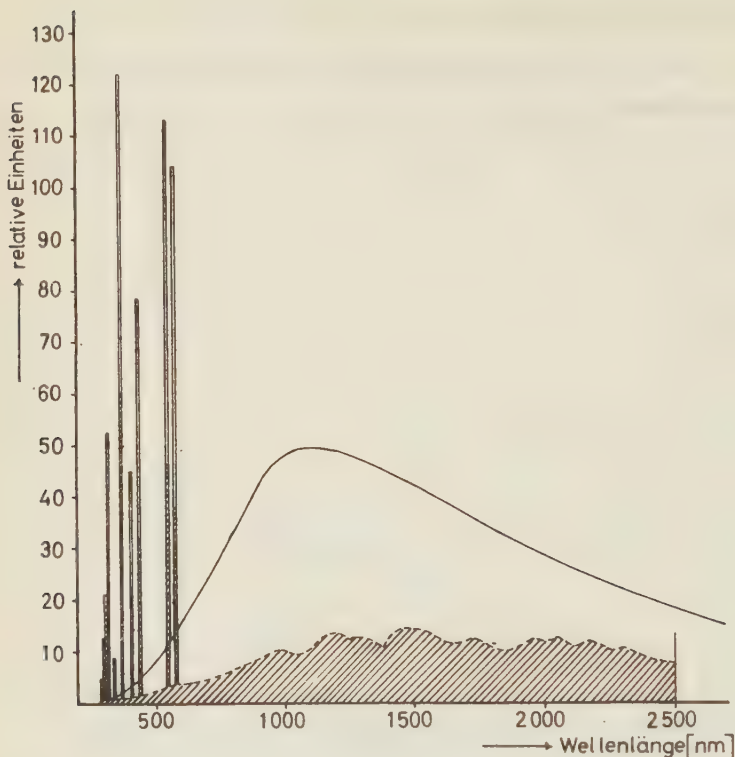


Abb. 15

Relative spektrale Strahlungsverteilung einer OSRAM-Ultra-Vitalux-Lampe (LARCHE (1942))— und der vom Fell einer weißen Maus absorbierte Strahlungsanteil der Ultra-Vitalux-Lampe////.

nen Wellenlängenbereich 28 % der Energie absorbiert.

Vergleicht man den direkt gemessenen Wert für das Absorptionsvermögen mit dem Wert, der durch eine Änderung des Wärmehaushaltes bestimmt worden ist, so zeigt es sich, daß der erste Wert um einen Faktor von 2,5 größer ist als der letzte. Es liegt zunächst nahe anzunehmen, daß die-

se Differenz teilweise durch einen unberücksichtigt gelassenen Anstieg der Hauttemperatur über den Wert von $34,9^{\circ}\text{C}$ bei Wahltemperatur erklärt werden könnte. Direkte Untersuchungen am Tier bei einer Umgebungstemperatur von 37°C zeigen, daß die Maus sich in starkem Maße "unwohl" fühlt. Die Atemfrequenz wird erhöht und das Tier hechelt. Deshalb ist anzunehmen, daß die Hauttemperatur der Maus bei dieser Umgebungstemperatur steigt, daß sie aber sicher kleiner als 37°C ist, da vom Organismus Kühlungsmechanismen eingeschaltet werden, wie man aus dem oben beschriebenen Verhalten der Maus schließen kann. BODENHEIMER (1941) berichtet, daß Mäuse, die einer Lufttemperatur in Höhe der von HERTER beschriebenen Vorzugstemperatur ausgesetzt werden, bald sterben. Bei den vorliegenden Versuchen mit Energiezufuhr von außen wird die Atemfrequenz nicht erhöht. Das Verhalten der Maus ist gleich dem, wie es bei Wahltemperatur ohne Energiezustrahlung beobachtet wurde. Man kann also schließen, daß das Tier sich weitgehend "behaglich" fühlt, und daß die Maus die Umgebungstemperatur bei Energiezufuhr so wählt, daß die Hauttemperatur höchstens um einige Zehntel Grad über $34,9^{\circ}\text{C}$ liegt (siehe auch 4.2). Diese geringe Erhöhung bewirkt rechnerisch eine nicht ins Gewicht fallende Erhöhung des prozentualen Anteils der im Organismus zur Wirkung kommenden Strahlung. Eine Vergleichsrechnung mit einer angenommenen Hauttemperatur der bestrahlten Oberfläche von 36°C liefert nur eine Erhöhung dieses Anteils von 10,8 % auf 11,8 %.

Einen Hinweis für die Differenz bei der physikalischen und physiologischen Fellabsorptionsbestimmung gibt

die Tatsache, daß das Einsetzen einer physiologischen Reaktion von einem Schwellenwert abhängig ist. Der Schwellenwert läßt vermuten, daß nur ein Teil der physikalisch absorbierten Energie physiologisch wirksam wird. Inwieweit der Energieverlust im Haarpelz eine Rolle spielt, läßt sich schwer abschätzen.

4.2 Regulationsmechanismen für den Energieumsatz

Wie man heute weiß, liegt der Temperaturregulation ein Regelkreis zu Grunde. Die Regelgröße ist dabei die Kerntemperatur. Die Kälte- und Wärmerezeptoren an der Oberfläche des Körpers ermöglichen es, frühzeitig von außen kommende Störungen des Wärmehaushaltes zu registrieren und Gegenmaßnahmen zu treffen (Störwertaufschaltung), bevor die Kerntemperatur gefährdet ist (ASCHOFF und WEVER (1958)). Nach HENSEL (1950) beeinflussen drei Faktoren die Wärmeempfindungsschwelle: die Hauttemperatur, die Größe der Hauttemperaturveränderung und die durch die Temperatur stimulierte Fläche.

LATIES und WEISS (1960) konnten an Ratten zeigen, daß diese ihr Verhalten bei verschiedenen Umgebungstemperaturen daraufhin ausrichten, durch selbstgetätigte Wärmestöße eine ungefähr konstante Hauttemperatur beizubehalten. Nach HENDLER und Mitarbeiter (1963) dienen als Temperaturrezeptoren spezifische "Kälte"- und "Wärme"-Fasern in den Hautnerven, die auf Hauttemperaturunterschiede von weniger als 1°C ansprechen. Entscheidend für eine regulative Maßnahme des Organismus ist die Gesamtzahl der von der Oberfläche her im Zentrum eintreffenden Impulse, also die integrale Impulssumme (ASCHOFF und WEVER (1958)). Mit Hilfe dieser Feststellung läßt sich die hier ermittelte Wahltemperatur gegenüber der durch HERTER bestimmten erhöhten Vorzugstemperatur erklären.

Bei der von HERTER benutzten Versuchsanordnung besteht zwar, wie bereits erwähnt, im Boden der Temperatur-

orgel ein lineares Temperaturgefälle, die Luft und besonders aber die das Versuchsgefäß abgrenzenden Flächen zeigen eine unkontrollierte, mit Sicherheit niedrigere Temperatur als der Laufsteg sie aufweist. Um eine bestimmte integrale Impulssumme der peripheren Temperaturrezeptoren zu erhalten, die einem "Temperaturbehaglichkeitsgefühl" entspricht, suchen die Tiere in einer solchen Temperaturorgel eine höhere Temperatur der Bodenplatte auf, um die Einwirkung der schwächeren Gegenstrahlung der Gefäßwandungen auszugleichen. Die innerhalb eines bestimmten Bezirkes konstante Wärmestrahlung der Flächen des hier benutzten Versuchsrohres bedingt, daß bereits bei einer Wahltemperatur, die um fast 2°C niedriger liegt als die Vorzugstemperatur nach HERTER, diese integrale Impulssumme erreicht wird.

BODENHEIMER fand eine Vorzugstemperatur der weißen Maus von $32,48^{\circ}\text{C}$. Diese Versuche sind in den Subtropen (Jerusalem) durchgeführt worden. Er deutet auf die Möglichkeit hin, daß die Abweichung zwischen seinem Ergebnis und dem von HERTER durch geographische Unterschiede bedingt wird, wie KALABUCHOV (1939) sie für Apodemus-Arten gefunden hat.

Hauptzentrum der Temperaturregulation ist der Hypothalamus. Der vordere Teil spricht auf Änderungen der Bluttemperatur an und veranlaßt Wärmeabgabereaktionen, während der hintere Teil als Wärmeerhaltungszentrum anzusehen ist, das Impulse der Kälterezeptoren der Haut beantwortet. An Hand von kombinierten calorimetrischen und neurochirurgischen Befunden vermuten BENZINGER et al. (1963) beim Menschen ein anatomisch bestimmbares Organ im Gehirn, in dem alle zentralen Sinnesfunktionen für die Temperatur

zusammengefaßt sind. Dieser "Wärmefühler" soll im vorderen Hypothalamus unter der vorderen Kommissur liegen. Seine Rezeptoren haben eine scharf bestimmte Schwelle, und die Empfindlichkeit für Temperaturänderungen ist groß. Die Autoren vergleichen ihn in seiner Funktionsfähigkeit mit der Retina und bezeichnen ihn als "Temperaturauge". Es übt eine enge Kontrolle über eine wirksame thermoregulatorische Wärmeproduktion und einen wirksamen Wärmeverlust aus. THAUER (1964) konnte außerdem die Existenz extracerebraler, kältesensibler Substrate im Bereich des Vertebralkanals sicherstellen.

Bei der freien Wahl der Umgebungstemperatur sucht die weiße Maus diese so auf, daß der gesamte physikalische Wärmeverlust durch den Ruhestoffwechsel ausgeglichen werden kann. Bei dem Modell des Regelkreises übernimmt der Ruheumsatz die Funktion des Stellgliedes, der die Umgebungstemperatur als Störgröße für die Kerntemperatur als Regelgröße mit Hilfe von Wärmeabgabe beziehungsweise Wärmeproduktion zu kompensieren sucht. Bei dieser Verknüpfung zwischen Umgebungstemperatur und Ruheumsatz hat dieser bei der Wahltemperatur sein Minimum. Eine Erhöhung oder Erniedrigung der Umgebungstemperatur hat jedesmal einen erhöhten Ruhestoffwechsel zur Folge. Dabei steht bei Ruhe die chemische Wärmeregulation der inneren Organe im Vordergrund (DONHOFFER (1957)).

Wird die Umgebungstemperatur gegenüber der Wahltemperatur zum Warmen hin verschoben, so muß die zusätzliche Energieaufnahme wieder abgeführt werden. Die einsetzenden Kühlungsmechanismen bedingen eine Umsatzsteigerung. Bei

Erniedrigung der Umgebungstemperatur unter den Wert der Wahltemperatur muß die Wärmeproduktion erhöht werden, um die Körpertemperatur konstant zu halten.

An Hand des Regelkreises läßt sich die Gleichläufigkeit der Tagesrhythmik von Körpertemperatur, Hauttemperatur, Ruheumsatz und Wahltemperatur erklären. Die periodischen Änderungen der Kerntemperatur werden hervorgerufen durch Schwankungen der Thermolyse, wie METZ und ANDLAUER (1949) bei Untersuchungen am Menschen zeigen konnten. Der Sauerstoffverbrauch folgt dann passiv nach der van't-Hoff-Regel den Temperaturänderungen. Um nachts eine erhöhte Kern- und Hauttemperatur zu erhalten, erhöht die Maus die chemische Wärmeproduktion und sucht eine höhere Umgebungstemperatur auf, wodurch eine verstärkte Wärmeabführung vermieden wird.

Dieser Zusammenhang von Wahltemperatur und Energiehaushalt bei Ruhe kann durch eine Energiezufuhr von außen geändert werden.

Ganz allgemein besteht nach RAJEWSKY (1956) bei der Strahlenwirkung im lebenden Gewebe eine Energiefortpflanzung von dem Ort der Absorption zu dem biologisch empfindlichen Bereich, wobei sich bei den vorliegenden Untersuchungen die Vorgänge hauptsächlich im unspezifischen Bereich der Wärmeübertragung abspielen dürften, die zu einer Erniedrigung der Wahltemperatur führt.

Daneben konnten FREY (1937), CLARA (1941), HOLLWICH (1952), HOFMANN (1958) u.a. den einwandfreien Nachweis bringen, daß das Auge nicht nur eine optische, sondern auch eine vegetative Funktion besitzt, bei der den Lichtreizen über die Sehbahn ein steuernder Einfluß auf

vegetative Abläufe im Organismus zukommt. Dabei bilden das Auge, das zentrale Höhlengrau des Zwischenhirns und die Hypophyse eine Einheit. MANSFELD (1947) und BERDE et al. (1948) konnten zeigen, daß die Schilddrüse und die Hypophyse an einer Wärmeregulation beteiligt sind, und zwar durch das Thermothysin A, einem die Verbrennung hemmenden Wirkstoff. Damit lassen sich zwanglos die auftretenden Ruhestoffwechselsenkungen bei Energiezufuhr von außen erklären.

5. Zusammenfassung

1. Die Wahltemperatur der weißen Maus bei 12/12 Stunden Hell-Dunkel-Wechsel beträgt $32,8 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$.
2. Bei 24 Stunden Dauer-Dunkel wählt das Versuchstier eine Umgebungstemperatur von $32,6 \pm 0,4^{\circ}\text{C}$.
3. Wird die Maus bei 24 Stunden Dauer-Hell untersucht, so erhöht sich die Wahltemperatur auf $33,6 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$. Dieser Unterschied ist sowohl gegenüber 24 Stunden Dauer-Dunkel als auch 12/12 Stunden Hell-Dunkel-Wechsel statistisch gesichert.
4. Eine Tagesrhythmik der Wahltemperatur kann beim 12/12 Stunden Hell-Dunkel-Wechsel und bei 24 Stunden Dauer-Hell beobachtet werden. Dabei sind die Werte während der Aktivitätsphase gegenüber denen der Ruhephase erhöht.
5. Bei 24 Stunden Dauer-Dunkel kann kein einheitliches Verhalten festgestellt werden.
6. Die Hauttemperatur der ruhenden weißen Maus beträgt $34,9 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$.
7. Auch die Hauttemperatur unterliegt einer tageszeitlichen Rhythmik.
8. Eine Tagesrhythmik des Ruheumsatzes bei Wahltemperatur mit ihrem Maximum während der Hauptaktivitätsperiode und dem Minimum während der Hauptruheperiode wird nachgewiesen.
9. Der mittlere Ruheumsatz beträgt beim 12/12 Stunden Hell-Dunkel-Wechsel 145 ± 2 cal/Tier.h, bei 24 Stunden Dauer-Hell 142 ± 6 cal/Tier.h und bei 24 Stunden Dauer-Dunkel 151 ± 9 cal/Tier.h.

10. In Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur wird der Ruhestoffwechsel sowohl bei Wärme als auch bei Kälte erhöht, und zwar für 1 °C um ungefähr 10 %.
11. Die Ruheumsatzsteigerung der weißen Maus bei Kälte hat ihre Grenze bei einer Umgebungstemperatur von ungefähr 20°C. Danach tritt eine abrupte Ruhestoffwechselsenkung um rund 56 % unterhalb des Ruhestoffwechsels bei Wahltemperatur ein.
12. Es wird eine Energiebilanz der ruhenden weißen Maus bei der Wahltemperatur aufgestellt. Dabei gibt das Tier durch Berührung mit der Bodenplatte an diese 52 cal/h (36 %) ab. Die Wärmeabgabe durch Strahlung an die Umgebung beträgt durchschnittlich 57 cal/Tier.h (39 %). Durch Verdunstung über die Haut und Atemwege werden 15 cal/Tier.h (10 %) und durch Konvektion 21 cal/Tier.h (15 %) abgegeben.
13. Bei zusätzlicher Energiezufuhr von außen mit Strahlungsenergien von 3.000 bis 6.650 cal je Tier werden sowohl die Wahltemperatur als auch der Ruheumsatz gesenkt.
14. Die mittlere Ruhestoffwechselsenkung nach Beendigung der Bestrahlung ist abhängig von der zugestrahlten Energie pro Tier, in dem Sinne, daß bei stärkerer Energiezufuhr die Ruheumsatzerniedrigung am längsten anhält.
15. Eine Abhängigkeit der Strahlungsnachwirkung von der Höhe der Energiezufuhr kann bei der Wahl des Praeferendums nicht festgestellt werden.
16. Für eine meßbare Wirkung der Bestrahlung auf den Ruhestoffwechsel und die Wahltemperatur ist ein Schwellenwert von rund 3.000 cal/Tier erforderlich.

17. Der Anteil der zur Wirkung kommenden Strahlungsmenge beträgt $10,8 \pm 0,7$ % der zugeführten Energie.
18. Absorptionsmessungen am weißen Fell einer Maus ergeben ein Absorptionsvermögen von 28 % bei Bestrahlung mit Ultra-Vitalux-Lampen.
19. Die Regulationsmechanismen für den Energieumsatz und die Wahltemperatur werden an Hand des Regelkreises diskutiert.

Herrn Privatdozent Dr. LOTZ bin ich für die Aufgabenstellung, für die Unterstützung bei den experimentellen Untersuchungen und für viele wertvolle Anregungen dankbar.

Herrn Professor Dr. LINDAUER, dem Direktor des Zoologischen Institutes der Universität Frankfurt/Main, möchte ich für das große Interesse, das er der Arbeit entgegengebracht hat, meinen Dank aussprechen. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Firma OSRAM danke ich für die Bereitstellung von Geräten und Instrumenten.

6. Literaturverzeichnis

- ASCHOFF, J. "Die 24-Stunden-Periodik der Maus unter konstanten Umgebungsbedingungen."
Naturwiss. 38 (1951) 506-507
- ASCHOFF, J. "Messungen der lokomotorischen Aktivität von Mäusen." Pflüger's Arch. 255 (1952) 189-203
- ASCHOFF, J. "Tagesperiodik bei Mäusestämmen unter konstanten Umgebungsbedingungen." Pflüger's Arch. 262 (1955/56) 51-59
- ASCHOFF, J.; NEVER, R.
"Kern und Schale im Wärmehaushalt des Menschen." Naturwiss. 45 (1958) 477-485
- ASZÓDI, Z. "Beitrag zur Kenntnis der chemischen Wärmeregulation der Säugetiere. II. Mitteilung: Über künstlich erzeugte winterschlafähnliche Zustände an Mäusen."
Biochem. Z. 113 (1921) 70-88
- BENEDICT, F.; FOX, E.
"Der Energieumsatz normaler und haarloser Mäuse bei verschiedener Umgebungstemperatur." Pflüger's Arch. 231 (1933) 455-482.
- BENZINGER, T.; KITZINGER, C.; PRATT, A.
"The human thermostat." In: Temperature, Its Measurement and Control in Science and Industry. Ed. by Ch. Herzfeld, New York.
3,3 (1963) 637-665
- BERDE, B.; TAKÁCS, L.; PEKETE, A. "Hormonal body temperature regulation in passive and active hyperthermia." Experientia 4 (1948) 446-446

- BODENHEIMER, F. "Observations on rodents in HERTER's temperature gradient." *Physiol. Zool.* 14 (1941) 186-192
- BÜTTNER, K. "Physikalische Bioklimatologie." Leipzig 1938
- BULLOUGH, W. "The effect of high and low temperatures on the epidermal mitotic activity of the adult male mouse, *Mus musculus* L." *J. exper. biol.* 26 (1949/50 a) 76-82
- BULLOUGH, W. "Age and mitotic activity in the male mouse, *Mus musculus* L." *J. exper. biol.* 26 (1949/50 b) 261-286
- CHEW, R. "The skin and respiratory water losses of *Peromyscus maniculatus sonoriensis*." *Ecology* 36 (1955) 463-467
- CLARA, M. "Das Nervensystem des Menschen." Leipzig 1942
- DIRMHORN, I. "Das Strahlungsfeld im Lebensraum." Frankfurt/Main 1964
- DONHOFFER, S.; SZEGVÁRI, G.; VARGA-NAGY, I.; JÁRAI, I.
"Über die Periodizität der chemischen Wärmeregulation der Ratte."
Pflüger's Arch. 265 (1957) 97-103
- FILL, W. "Der Einfluss des Lichtes auf den Stoffwechsel und die Geschlechtsreife bei Warmblütern."
Z. wiss. Zool. 155 (1941/42) 343-395
- FREY, E. Zitat nach F. HOLLWICH (*Graefes Arch. Ophthalmologie* 149 (1949) 592-619)

- GEORGII, H. "Die Belastung der Großstadtluft mit gasförmigen Luftverunreinigungen." Umschau 63 (1963) 757-762
- HALBERG, F.; BARNUM, C. "Continuous light or darkness and circadian periodic mitosis and metabolism in C and D₈ mice." Amer. J. Physiol. 201 (1961) 227-230
- HALBERG, F.; ZANDER, H.; HOUGLUM, M.; MÜHLEMANN, H. "Daily variations in tissue mitosis, blood eosinophils and rectal temperatures of rats." Amer. J. Physiol. 177 (1954) 361-366
- HANKE, W. "Die Beeinflussung der Tonuslage des vegetativen Systems durch Bestrahlung mit UV-Licht." Strahlentherapie 89 (1953) 356-360
- HARDY, J. "Influence of thermal radiation on human skin." Proc. 1st intern. photobiol. Congr. Amsterdam (1954) 205-224
- HART, J. "Physiological responses to cold in non-hibernating homeotherms." In: Temperature, Its Measurement and Control in Science and Industry. Ed. by Ch. Herzfeld. New York. 3,3 (1963) 373-406
- HELLBRÜGGE, T. "The development of circadian rhythms in infants." Cold Spring Harbor Symposia 25 (1960) 311-323

HENDLER, E.; HARDY, J.; MURGATROYD, D.

"Skin heating and temperature sensation produced by infrared and microwave irradiation."

In: Temperature, Its Measurement and Control in Science and Industry. Ed. by Ch. Herzfeld. New York. 3,3 (1963) 211-230

HENSEL, H. "Temperaturempfindung und intracutane Wärmebewegung." Pflüger's Arch. 252 (1950) 165-215

HENSEL, H. "Mensch und warmblütige Tiere." In: Temperatur und Leben. Ed. H. Precht. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1955. 329-466

HERTER, K. "Eine verbesserte Temperaturorgel und ihre Anwendung auf Insekten und Säugetiere." Biol. Zbl. 54 (1934) 487-507

HERTER, K. "Der Temperatursinn der Säugetiere." Leipzig 1952

HEUSNER, A. "Variations nycthémerales de la calorification et de l'activité chez le Rat: Rapports entre le métabolisme de repos et le niveau d'activité." J. Physiol. (Paris) 49 (1957) 205-210

HOFMANN, D. "Untersuchungen über den Einfluß sichtbaren Lichtes engumschriebener Spektralbereiche auf Sexualvorgänge bei weißen Ratten." Arch. Gynäkol. 190 (1958) 179-194

- HOLLWICH, F. "Über die Bedeutung des "energetischen
Anteiles der Sehbahn" für die Regulation
von Stoffwechselabläufen."
Münch.med.Wschr. 94 (1952) 1057-1066
- JOHANSEN, K.; KROG, J.
"Diurnal body temperature variations and
hibernation in the birchmouse, *Sicista
betulina*."
Amer.J.Physiol. 196 (1959) 1200-1204
- KALABUCHOV, J. "On ecological characters of closely
related species of rodents." Zool.Zhur.
18 (1939) 915-923
- KLEITMAN, N. "Biological rhythms and cycles."
Physiol. Rev. 29 (1949) 1-30
- LARCHÉ, K. "Die Ultra-Vitalux-Lampe mit Innenreflektor,
eine neue Lichtquelle für künstliche Sonnen-
strahlung und ihr Einbau in Bestrahlungs-
anlagen und Bestrahlungsräumen."
Licht 12 (1942) 45-52
- LATIES, V.; WEISS, B. "Behaviour in the cold after
acclimatization." Science 131 (1960)
1891-1892
- LINDER, A. "Statistische Methoden für Naturwissen-
schaftler, Mediziner und Ingenieure."
Basel 1960
- LOTZ, R. G. "Das Strahlungsklima zur Steuerung des
Gasstoffwechsels von Säugetieren." Z.vergl.
Physiol. 32 (1950) 228-247

- LOTZ, R.G. "Spezifische Reaktionen auf den Organismus bei gleichzeitiger Einwirkung von Infrarot- und Ultraviolettstrahlung."
Vortrag bei der Diskussionstagung des Ausschusses für Funkortung in Essen, 1960 a.
Bd. 2
- LOTZ, R.G. "Die physiologischen Probleme bei einseitiger Einwirkung langwelliger optischer Strahlung."
Vortrag bei der Diskussionstagung des Ausschusses für Funkortung in Essen, 1960 b.
Bd. 2
- LOTZ, R.G. "Spezifische Wirkungen optischer Strahlung: Photoaktinischer Wirkungskomplex."
In: Handbuch der Bäder- und Klimaheilkunde.
Ed. W. Amelung und A. Evers. Stuttgart 1962
- LOTZ, R.G.; AMELUNG, W.
"Regulationsprüfungen zur Objektivierung von Kurerfolgen."
Acta Congr. Internaz. Idrologia e Climatologia, 1958 (1959)
- LOTZ, E.; WEZLER, K.: "Die Hauttemperatur des Menschen bei wechselnden Windgeschwindigkeiten und Raumtemperaturen." Abh. Math.-Naturwiss. Kl. Akad. Wiss. Mainz 7 (1951) 1-22
- MANSFELD, G. "Hormonal and nervous factors in the regulation of the body temperature."
Experientia 3 (1947) 353-358 und 398-404

- MAURUS, M. "Temperaturwahl und Wahltemperatur einheimischer Mäuse."
Zool. Jb., Abt. Physiol., 68 (1958/60)
333-368
- McNAB, B. "A model of the energy budget of a wild mouse."
Ecology 44 (1963) 521-532
- METZ, B.; ANDLAUER, P. "Le rythme nycthéméral de la température chez l'homme." Zitat nach
A. HEUSMER (J. Physiol. (Paris) 49 (1957)
205-210)
- MORRISON, F. "Temperature regulation in three central american mammals." J. cell. comp. Physiol.
27 (1946) 125-137
- MOYAT, F. "Über den Einfluß von Licht und Aktivität auf endogene Stoffwechselrhythmen bei Kleinsäugetern und Vögeln."
Z. vergl. Physiol. 40 (1957) 397-414
- MÜLLER, M.; GIERBERG, H.
"Über den Einfluss der inneren Sekretion auf die tagesperiodische Aktivität der weißen Maus."
Z. vergl. Physiol. 40 (1957) 454-472
- NEUROTH, G. "Die Hauttemperatur im Dienste der Wärmeregulation." Pflüger's Arch. 250 (1948)
396-413

- NOTHDURFT, H. "Zur 24-Stunden-Periodik am Beispiel der Mäusemotilität. Frequenzabweichungen und anschließende Auflösung der natürlichen Rhythmik bei ausreichender Konstanthaltung der Umwelt." Naturwiss. 38 (1951) 436
- PEARSON, O. "The rate of metabolism of some small mammals." Ecology 28 (1947) 127-145
- PEARSON, O. "The oxygen consumption and bioenergetics of harvest mice." Physiol. Zool. 32 (1960 a) 152-160
- PEARSON, O. "Habits of *Microtus californicus* revealed by automatic photographic recorders." Ecol. Monogr. 30 (1960 b) 231-249
- PFLEIDERER, H.; BÜTTNER, K.
"Bioklimatologie."
In: Lehrbuch der Bäder- u. Klimaheilkunde, Bd. II. Ed. H. Vogt Berlin 1940. 609-949
- RAJEWSKY, B. "Neue Gesichtspunkte zur Deutung des biophysikalischen Mechanismus der Strahlenwirkung im lebenden Gewebe."
Strahlentherapie, suppl. 35 (1956) 156-167
- SCHMIDT-NIELSEN, B.; SCHMIDT-NIELSEN, K.
"Pulmonary water loss in desert rodents."
Amer. J. Physiol. 162 (1950) 31-36
- STINSON, R.; FISHER, K. "Temperature selection in deer mice."
Canad. J. Zool. 31 (1953) 404-416

- STOLL,A. "The measurement of bioclimatological heat exchange." In: Temperature, Its Measurement and Control in Science and Industry. Ed. by Ch. Herzfeld. New York. 3,3 (1963) 73-82
- TENNENT,D. "A study of the water losses through the skin in the rat." Amer.J.Physiol. 145 (1945/1946) 436-440
- THAUER,R. "Der Mechanismus der Wärmeregulation." Ergeb.Physiol. 41 (1939) 607-805
- THAUER,R. "Der nervöse Mechanismus der chemischen Temperaturregulation des Warmblüters." Naturwiss. 51 (1964) 73-80
- USINGER,W. "Respiratorischer Stoffwechsel und Körpertemperatur der weißen Maus in thermoindifferenter Umgebung." Pflüger's Arch. 264 (1957) 520-535
- WEZLER,K. "Der Einfluß klimatischer Faktoren auf den Menschen." Schriften. Deutsch. Bäderverb. 5 (1950) 163
- WIEGERT,R. "Respiratory energy loss and activity patterns in the meadow vole *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*." Ecology 42 (1961) 245-253
- WOOD-GUSH,D. "Time-lapse photography: A technique for studying diurnal rhythms." Physiol. Zool. 32 (1959) 272-283

ZOLLHAUSER, M. "Versuche über Ruhe- und Aktivitätsperioden
bei verschiedenen Mäusearten."

Z.vergl. Physiol. 40 (1958) 642-663

Lebenslauf

Katrin P o r t e l e , geboren am 20.März 1938 als Tochter des Physikers Dr.Kurt Larché und dessen Ehefrau Käthe, geb.Belz, in Berlin.

1944 Einschulung in die Grundschule in Schneidemühl. 1946 bis 1952 Besuch der 11.Volksschule in Berlin-Lichtenrade, ab 1952 Besuch des Sprachlichen Zweiges der Wissenschaftlichen Oberschule in Lichtenrade (Ulrich-von-Hutten-Schule), Reifeprüfung am 14.Februar 1957.

Am 2. Mai 1957 Immatrikulation an der Freien Universität Berlin, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät. Studienfächer: Biologie als Hauptfach, Chemie und Physik.

20.November 1959 Diplomvorprüfung in Biologie mit der Gesamtnote "sehr gut".

4. Mai 1960 Immatrikulation an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt/Main. 6. März bis 16. Mai 1961 Stipendium der Europäischen Atomgemeinschaft für die biochemische Abteilung des "Istituto Superiore di Sanità" (Rom) unter Leitung von Professor Marini-Betólo.

Seit 1963 verheiratet mit dem Physiker Franz Portele.

Die vorliegende Arbeit wurde unter der Leitung von Herrn Privatdozent Dr.Robert Lotz in der Zeit von 1961 bis 1963 am Zoologischen Institut durchgeführt.

Lehrer waren in Berlin: Drawert, Eckardt, Günther, Herter, Jahr, Kemper, Lassen, Lautsch, Lüers, Manecke, Riemschneider, Ruska, Schulze, Stein, Thielke, Ueberreiter, Ulrich, Urich, Vetter, Werdermann; in Frankfurt: Amelung, Bücken, Dose, Frick, Giersberg, Hanke, Hoffmann-Berling, Kaplan, Lindauer, Lotz, Pfeleiderer, Rajewsky, Reinholz, Siedel, Wieland.

